QK1
.B9221
1988
V.10

BULLETIN du MUSÉUM NATIONAL d'HISTOIRE NATURELLE

4e série

SECTION B

ADANSONIA

Botanique Phytochimie

Tome 10 — 1988

PARIS
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
57, rue Cuvier, 75005

MISSOURI BOTANICAL
MAY 15 1989
GARDEN LIBRARY


SHOUT
SHARE
IT

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
4ᵉ série, **10**, 1988

SECTION B, ADANSONIA

SOMMAIRE

ADEMA, F. — Notes on *Cupaniopsis* (*Sapindaceae*). 1. New species from New Caledonia .... n° 3 : 263-270

BARABÉ, D. & FORGET, S. — Anatomie des fleurs fertiles et stériles de *Zamioculcas* (*Araceae*). n° 4 : 411-419

BARNETT, L. — New Combinations in the genus *Helmiopsiella* (*Sterculiaceae*). n° 1 : 69-76

BOSSER, J. — Contribution à l'étude des *Orchidaceae* de Madagascar et des Mascareignes. XXIII. n° 1 : 19-24

BOSSER, J. — Espèces nouvelles du genre *Foetidia* (*Lecythidaceae*) de Madagascar. n° 2 : 105-119

BOSSER, J. & HEINE, H. — Note sur quelques *Acanthaceae* des Mascareignes. n° 2 : 145-148

BOUDOURESQUE, E. — Une espèce répandue mais nouvelle d'Afrique tropicale : *Grewia fabreguesii* E. Boudouresque *sp. nov.* (*Tiliaceae*). Comparaison avec *G. flavescens* Juss. ..... n° 4 : 395-406

BOURREIL, P. J. L., VIANO, J. & POPOFF, M. — Contribution à l'étude de l'environnement, de la phénologie et de la caryologie d'*Aristida kerstingii* Pilger, graminée ouest-africaine .... n° 4 : 421-433

CUSSET, C. & CUSSET, G. — Etude sur les Podostemales. 9. Délimitations taxonomiques dans les *Tristichaceae* .... n° 2 : 149-177

CUSSET, G. & CUSSET, C. — Etude sur les Podostemales. 10. Structures florales et végétatives des *Tristichaceae* .... n° 2 : 179-218

CUSSET, G. & CUSSET, C. — Etude sur les Podostemopsida. 11. Répartition et évolution des *Tristichaceae* .... n° 3 : 223-262

DEROIN, T. — Biologie florale d'une Annonacée introduite en Côte d'Ivoire : *Cananga odorata* (Lam.) Hook. f. & Thoms. .... n° 4 : 377-393

FLORENCE, J. & STUESSY, T. F. — Sertum polynesicum III. Un *Bidens* (*Asteraceae*) nouveau de l'île de Nukuhiva (Marquises, Polynésie Française) .... n° 2 : 121-125

FLORET, J.-J. — *Cassipourea* Aublet (*Rhizophoraceae-Macarisieae*) : organisation florale et divisions subgénériques .... n° 1 : 25-45

FORGET, S. — Voir BARABÉ, D.

HANSEN, C. — A revision of the genus *Plagiopetalum* Rehd. (*Melastomataceae*). n° 2 : 127-136

HEDRÉN, M. — Variation within *Justicia diclipteroides*. s. lat. (*Justicia* sect. *Harnieria*, *Acanthaceae*) .... n° 4 : 345-367

HEINE, H. — Voir BOSSER, J.

JACQUES-FÉLIX, H. — Les *Liliopsida* (ex *Monocotyledones*) n'ont pas de cotylédons. II. La préfeuille de la plantule : ses rapports avec celles des axes feuillés ... n° 3 : 275-333

LEBRUN, J.-P. — Un *Digitaria* (*Poaceae*) nouveau d'Ethiopie méridionale. n° 3 : 271-274

MORAT, Ph. — Contribution à l'étude des *Sterculiaceae* de la Nouvelle-Calédonie. n° 2 : 93-103

PONCY, O. — Studies on the Flora of the Guianas 38. Quatre espèces nouvelles d'*Aristolochia* (*Aristolochiaceae*) de Guyane française, et remarques nomenclaturales concernant une espèce d'Aublet .... nº 4 : 337-344

POPOFF, M. — Voir BOURREIL, P. J. L.

SASTRE, C. — Studies on the Flora of the Guianas 34. Synopsis generis *Ouratea* Aublet (*Ochnaceae*) .... nº 1 : 47-67

SENESSE, S. — Second type pollinique dans le genre *Caesalpinia*. Nouvelles données sur l'évolution dans la tribu des *Caesalpinieae* .... nº 1 : 77-88

SCHOLZ, H. — Voir VELDKAMP, J. F.

SCHOTSMAN, H. D. — Les *Callitriche* L. d'Afrique intertropicale continentale. III. Historique et description de trois nouvelles espèces .... nº 1 : 3-17

SIMÓN, L. E. — *Chenopodium dunosum* Simón *sp. nov.* (*Chenopodium* L. sous-genre *Ambrosia* A. J. Scott, *Chenopodiaceae*) de l'Amérique du Sud .... nº 4 : 407-409

STEVELS, J. M. C. — Une nouvelle combinaison dans *Abelmoschus* Medik. (*Malvaceae*), un gombo d'Afrique de l'Ouest et centrale .... nº 2 : 137-144

STUESSY, T. F. — Voir FLORENCE, J.

RAKOTONDRAINIBE, F. — Quelques nouveautés de la flore ptéridologique de Madagascar .... nº 4 : 373-376

VELDKAMP, J. F. & SCHOLZ, H. — The identity of *Panicum tenellum* Lam. (*Gramineae*) .... nº 4 : 435-436

VIANO, J. — Voir BOURREIL, P. J. L.

VILLIERS, J.-F. — Une nouvelle espèce du genre *Leptaulus* Bentham (*Icacinaceae*) à Madagascar. .... nº 4 : 369-371.

Dates de diffusion de la section B, 10, 1988 :

1er trimestre : 27 juillet 1988
2e trimestre : 14 octobre 1988
3e trimestre : 27 janvier 1989
4e trimestre : 24 mars 1989

ISSN 0 QK1 .B922

BULLETIN du MUSÉUM NATIONAL d'HISTOIRE NATURELLE

PUBLICATION TRIMESTRIELLE

SECTION B

ADANSONIA

botanique

phytochimie

4e SÉRIE T. 10 1988 N° 1

Janvier-Mars 1988

BULLETIN
du
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
57, rue Cuvier, 75005 Paris

Directeur : Professeur E. R. BRYGOO

Section B : ADANSONIA (BOTANIQUE)

Directeur : Professeur PH. MORAT, Laboratoire de Phanérogamie.
Rédacteur : J. JÉRÉMIE.
Comité de lecture : J. BOSSER, Paris ; E. BOUREAU, Paris ; F. EHRENDORFER, Vienne ; F. R. FOSBERG, Washington ; F. HALLÉ, Montpellier ; N. HALLÉ, Paris ; J.-L. HAMEL, Paris ; V. H. HEYWOOD, Reading ; L. A. S. JOHNSON, Sydney ; S. JOVET, Paris ; C. KALKMAN, Leiden ; L. LACOSTE, Paris ; J.-F. LEROY, Paris ; A. LE THOMAS, Paris ; R. LETOUZEY, Paris ; D. MOLHO, Paris ; R. E. G. PICHI-SERMOLLI, Perugia ; P. H. RAVEN, St Louis ; R. SCHNELL, Paris ; A. TAKHTAJAN, Léningrad ; M. VAN CAMPO, Montpellier.

La revue publie des articles en français ou en anglais, consacrés aux divers aspects de la botanique : systématique, biologie, écologie, anatomie, palynologie, phytochimie, etc.

Recommandations aux auteurs

Les manuscrits doivent être adressés directement à la Rédaction d'Adansonia, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 PARIS, tél. 43.36.47.25. Ils sont examinés par les responsables de la revue, puis soumis à des rapporteurs.

Le texte doit être *dactylographié*, en double interligne, et se conformer aussi strictement que possible à la présentation de la revue, tout particulièrement en ce qui concerne les *têtes d'articles* (titres, résumés français-anglais, adresse), les *citations bibliographiques*, les *listes de synonymes*, les *clés*.

La nomenclature utilisée devra respecter les règles du Code International de Nomenclature Botanique. La citation des auteurs doit être complète et non abrégée. Dans le texte, les références bibliographiques sont réduites aux noms d'auteurs suivis de la date de publication, renvoyant ainsi aisément à la liste bibliographique de fin d'article. Celle-ci doit être présentée par ordre alphabétique des noms d'auteurs, et chronologique pour les travaux d'un même auteur. Les références doivent être complètes : auteur(s), date, titre d'article, ouvrage ou revue, volume, pages, planches.

Dans le texte, aucun mot ne doit apparaître en majuscules, et seuls doivent être soulignés les groupes de mots que l'auteur désire faire ressortir en italiques.

Illustrations : Le format maximum des illustrations publiées est de 170 × 145 mm. Les dimensions des originaux devront donc être proportionnelles à celles des illustrations imprimées. Les dessins et les cartes doivent être réalisés sur bristol blanc ou calque ; les photographies seront le plus nettes possible, sur papier blanc brillant. Les figures constituant les éléments d'une même planche doivent être numérotées en chiffres arabes.

Tirés à part : 50 tirés à part seront fournis gratuitement par article.

S'adresser :

— pour la RÉDACTION, à Adansonia, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 Paris, tél. 43.36.47.25.
— pour les ABONNEMENTS et ACHATS, au Service de vente des Publications du Muséum, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris, tél. 43.31.71.24 ; 43.31.95.60. CCP Paris 9062-62.
— pour les ÉCHANGES, à la Bibliothèque Centrale du Muséum national d'Histoire naturelle, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris, tél. 43.31.71.24 ; 43.31.95.60.

Abonnements pour l'année 1988 (Prix h.t.)

Abonnement général (Section A, B, C) : 1575 F.
SECTION A : Zoologie, biologie et écologie animales : 900 F.
SECTION B : *Adansonia*, botanique : 420 F.
SECTION C : Sciences de la Terre, paléontologie, géologie, minéralogie : 420 F.

Numéro d'inscription à la Commission paritaire des publications et agences de presse : 1404 AD

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
4e série, **10**, 1988, section B, *ADANSONIA*, n° 1

SOMMAIRE — *CONTENTS*

SCHOTSMAN, H. D. — Les Callitriche L. d'Afrique intertropicale continentale. III. Historique et description de trois nouvelles espèces 3

Continental intertropical African Callitriche L. III. Historical account with the description of three new species.

BOSSER, J. — Contribution à l'étude des Orchidaceae de Madagascar et des Mascareignes. XXIII 19

Contribution to the study of the orchids of Madagascar and the Macarenes. XXIII.

FLORET, J.-J. — Cassipourea Aublet (Rhizophoraceae-Macarisieae) : organisation florale et divisions subgénériques 25

Cassipourea Aublet (Rhizophoraceae-Macarisieae) : floral structure and subgeneric classification.

SASTRE, C. — Studies on the Flora of the Guianas 34. Synopsis generis Ouratea Aublet (Ochnaceae) 47

Studies on the Flora of the Guianas 34. Synopsis generis Ouratea Aublet (Ochnaceae).

BARNETT, L. — New Combinations in the genus Helmiopsiella (Sterculiaceae) ... 69

Nouvelles combinaisons dans le genre Helmiopsiella (Sterculiaceae).

SENESSE, S. — Second type pollinique dans le genre Caesalpinia. Nouvelles données sur l'évolution dans la tribu des Caesalpinieae 77

A second pollen type in the genus Caesalpinia. New data on the evolution of the tribe Caesalpinieae.

MISSOURI BOTANICAL
SEP 8 1988
GARDEN LIBRARY

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **10**, 1988,
section B, *Adansonia*, n° 1 : 3-17

Les *Callitriche* L. d'Afrique intertropicale continentale. III. Historique et description de trois nouvelles espèces

H. D. SCHOTSMAN

Résumé. — Après un bref aperçu historique sur l'identification des espèces d'Afrique intertropicale continentale du genre *Callitriche*, trois nouvelles espèces sont décrites : *C. keniensis* Schotsm., *C. anisoptera* Schotsm. et *C. hedbergiorum* Schotsm. Pour chaque espèce, l'auteur donne la distribution géographique et quelques indications écologiques. Grâce à l'étude cytologique de I. HEDBERG (I. & O. HEDBERG, 1977), le nombre chromosomique (2n = 10) de *C. hedbergiorum* est connu. *C. deflexa* A. Br. ex Hegelm., rapporté d'une localité de Tanzanie, est probablement une espèce introduite.

Summary. — After a short historical survey on the identification of intertropical continental African species of the genus *Callitriche*, three new species are described : *C. keniensis* Schotsm., *C. anisoptera* Schotsm. and *C. hedbergiorum* Schotsm. For each species, the author notes the geographic distribution and some ecological data. Through a cytological study by I. HEDBERG (I. & O. HEDBERG, 1977), the chromosome number (2n = 10) of *C. hedbergiorum* is known. *C. deflexa* A. Br. ex Hegelm., recorded from one locality in Tanzania, is probably introduced.

Henriette D. Schotsman, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 Paris, France.

INTRODUCTION

Ce travail fait suite à une publication sur *Callitriche favargeri* Schotsm. (SCHOTSMAN, 1984) et aux descriptions de deux espèces nouvelles : *C. oreophila* Schotsm. et *C. vulcanicola* Schotsm. (SCHOTSMAN, 1985).

Etant donné que les auteurs ont considéré toutes les Callitriches de l'Afrique intertropicale comme appartenant à *C. stagnalis* Scop. (ou parfois à *C. verna* L.), il nous a paru utile de commencer la présente note par un bref aperçu historique, dans lequel nous exposons les principales indications mentionnées dans la littérature et les identifications des récoltes les plus connues.

Trois nouvelles espèces sont décrites : *C. anisoptera* Schotsm., *C. keniensis* Schotsm. et *C. hedbergiorum* Schotsm. et, pour terminer, nous faisons mention de *C. deflexa* A. Br. ex Hegelm., récolté en Tanzanie.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

HERBIERS.

Ce travail est seulement basé sur l'étude d'échantillons d'herbier. Il est fort regrettable que les Callitriches présentes dans les Herbiers du British Museum (BM), de Kew (K) et de Nairobi (EA) aient été quasi totalement collées sur les feuilles d'herbier. Le groupe très difficile des Callitriches demande des études minutieuses. Or, sur le matériel collé, il est impossible de mesurer convenablement des séries de feuilles, de fleurs et de fruits ; on ne peut ni examiner en détail la nervation, les poils et le pollen, ni effectuer un prélèvement pour des recherches anatomiques du fruit sans prendre des risques considérables en ce qui concerne la bonne conservation des échantillons.

Nous avons consulté les collections suivantes : BM, BR, EA, K, M, P, PRE, UPS (Abréviations d'après : Index Herbariorum, part I : The Herbaria of the World, Ed. 5, 1964, Utrecht). De plus, O. HEDBERG a obligeamment mis à notre disposition sa collection personnelle et C. C. TOWNSEND nous a fait parvenir une belle récolte provenant du Kenya.

ANATOMIE.

Les sections transversales des fruits, effectuées par Mlle M. CHALOPIN (Muséum, Paris) ont été colorées au carmin-vert. Pour étudier la nervation et les poils nous avons utilisé la même coloration.

DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUE.

Kenya, Uganda : subdivision de ces pays et position des localités d'après Diana POLHILL (1970).

CONSIDÉRATIONS HISTORIQUES

RÉCOLTES.

Les récoltes les plus anciennes remontent au XIX^e siècle. En Ethiopie, elles furent effectuées par SCHIMPER (exploration dans la région d'Adoua et dans la province de Begemdir-Semien, 1837-1868 ; récoltes de Callitriches : 1837, 1852, 1862, 1863 et sans date ; voir aussi GILLETT, 1972) et par le Dr. COURBON (exploration de la Mer Rouge sous les ordres de RUSSELL (1859-1860).

Nous ne connaissons qu'une seule récolte d'Afrique Equatoriale : celle de VOLKENS (Kilimanjaro, 1894).

La majorité des autres échantillons d'herbier — tous du XX^e siècle — datent de la période 1950-1974.

LITTÉRATURE ET IDENTIFICATION DE SPÉCIMENS D'HERBIER.

La première identification, faite par HOCHSTETTER & STEUDEL, a été notée sur les étiquettes de deux échantillons appartenant à la récolte *Schimper 136* (M, P). A. RICHARD la

cite dans son Tentamen Florae Abyssinicae (1847) : « *C. stagnalis* Scop. ex Hochst. et Steud., *in* Pl. Schimp. Abyss., sect. 1, n° 136 ». De toute évidence, RICHARD n'a pas voulu adopter l'opinion de HOCHSTETTER & STEUDEL ; d'après ses propres indications, les échantillons qu'il avait vus (*Schimper 136*) lui ont paru « l'une des nombreuses variétés de la *C. verna* L. » (*l.c.*, p. 276).

Le binôme *C. verna* ne fut pas accepté par les successeurs de RICHARD. On le retrouve sur l'échantillon *Schimper 737* (1852, écrit par lui-même, P) et sur les spécimens du Dr. COURBON (1859-1860, P) ; dans la littérature, il réapparaîtra en 1867 (SCHWEINFURTH, Beitrag zur Flora Aethiopiens, p. 291) pour être aussitôt rejeté dans le même ouvrage (p. 301). On peut dire que, après cette date, tous les auteurs ont considéré les Callitriches d'Ethiopie et d'Afrique Equatoriale comme appartenant à une seule espèce, *C. stagnalis* Scop.

Voici quelques jalons :

— 1864 : HEGELMAIER, le monographe du genre, a étudié des Callitriches de diverses provenances. Dans le chapitre sur la répartition géographique, il dit notamment (p. 50) : « Auf der östlichen Hemisphäre finden sich Callitrichen nach dem von mir eingesehenen Material vom Nördlichsten Europa an bis ins subtropischen Afrika (Abyssinien, ...) ». Il rattache les Callitriches de ce pays à *C. stagnalis* ; en traitant la distribution de cette espèce, il note simplement (p. 58) : « Abyssinien (Schimper) ».

Notons ici que la collection de SCHIMPER comprend des spécimens numérotés et non numérotés. Or, HEGELMAIER ne mentionne ni numéro, ni une autre indication pour préciser les échantillons étudiés. Il ne cite pas non plus RICHARD.

Un autre fait a attiré notre attention : parmi les échantillons de SCHIMPER, présents dans les diverses collections d'herbier (BM, K, M, P), il n'en existe qu'un seul qui porte l'identification « *C. stagnalis* Scop. » écrite et signée par HEGELMAIER lui-même (P) ; il s'agit d'un spécimen sans numéro et sans date (Herb. Steudel ! Callitriche. Sine nr. Sect. II. Abyssinia W. Schimper). Pour cette raison, il ne nous semble pas exclu que HEGELMAIER n'ait pas consulté la collection complète de SCHIMPER (récoltes *1837, 1852, 1862, 1863* et sans date), mais en a étudié seulement ce spécimen présent à Paris.

— 1867 : SCHWEINFURTH & ASCHERSON (*in* : SCHWEINFURTH, Beitrag zur Flora Aethiopiens, p. 291) admettent deux espèces pour l'Abyssinie : *C. stagnalis* (sous le n° 2929) et *C. verna* (sous le n° 2930). Il est intéressant de noter que les auteurs, peut-être sous l'influence de HEGELMAIER, changent d'avis et abandonnent provisoirement *C. verna* ; dans «Erläuterungen und Nachträge zum Kataloge » (*op. cit.*, p. 308) on peut lire : « Kat. n° 2930 : *C. verna* L. ist vorläufig zu streichen ».

— 1871 : OLIVER (Flora of Tropical Africa) s'est basé sur l'autorité de HEGELMAIER qu'il cite comme seule référence pour *C. stagnalis*, en préconisant : « I have not myself seen Abyssinian specimens ».

— 1895 : ENGLER (Verzeichnis der bis jetzt aus Ost-Afrika bekannt gewordenen Pflanzen) indique *C. stagnalis* pour l'Ethiopie (« 2700-3200 m ») et pour le Kilimanjaro (« 2700 m. Volkens n° 1834 » ; *l.c.*, p. 243). Cet auteur avait donc vu le matériel connu à cette époque : les plantes de SCHIMPER et le spécimen de VOLKENS. Il ne cite ni HEGELMAIER, ni OLIVER ou RICHARD ; on pourrait par conséquent penser qu'il a identifié lui-même ce matériel.

— 1921 : Dans un autre travail (Die Pflanzewelt Afrikas) ENGLER mentionne de nouvelles

récoltes. D'après lui, il s'agit de *C. stagnalis* qui, répandu de l'Europe Centrale jusque dans la région méditerranéenne, s'est installé en Afrique NE et Equatoriale où il se trouve dans des marais de hautes montagnes. Il affirme que l'espèce, comme beaucoup de plantes aquatiques, a été transportée par des oiseaux migrateurs.

— 1923 : DE WILDEMAN (Pl. Bequaert., II) cite HEGELMAIER, OLIVER, ENGLER et CRÉPIN. (Ce dernier auteur a donné une analyse et un extrait du mémoire de HEGELMAIER en reproduisant aussi quelques-unes de ses figures, mais il ne fait pas mention des Callitriches d'Afrique). DE WILDEMAN a identifié l'échantillon *Bequaert 4285* (Ruwenzori, vallée de Lamia, 15 mai 1914, vers 2000 m d'alt., BR) comme *C. stagnalis* Scop.

— 1925 : SAMUELSSON, très connu pour son excellent travail sur les Callitriches suisses (1925*a*), a étudié et révisé 6 échantillons africains récoltés par R. E. & Th. C. E. FRIES (*in* : FRIES & FRIES, Beiträge zur Kenntnis der Flora des Kenia, Mt. Aberdare und Mt. Elgon VII). Il les considère comme appartenant à *C. stagnalis* Scop., mais manifeste cependant un léger doute : sur les étiquettes des n^{os} *687, 1265, 1265a* et *2250* il a noté « var. » (identifications datées 1924) tandis que, dans le texte, il précise : « Die Nummern *687, 1265, 1265a* et *2250* weichen von den übrigen ein bischen ab, und zwar hauptsächlich durch schmälere Blätter, von denen wenigstens die unteren lineal sind. Nach der bisherigen Begrenzung der Art müssen indessen sämtliche Nummern zu *C. stagnalis* gerechnet werden ».

— 1948 : Dans sa « Flore des Spermatophytes du Parc National Albert », W. ROBYNS accepte une seule espèce : *C. stagnalis* Scop., « élément eurasiatique et méditerranéen dont l'aire s'étend vers le sud jusque dans les régions montagneuses de l'Ethiopie et de l'Afrique tropicale orientale ... ». Il cite DE WILDEMAN et énumère une douzaine d'échantillons.

— 1954 : KEAY (HUTCHINSON & DALZIEL, Flora of West Tropical Africa, ed. 2) a vu 2 spécimens provenant des « Cameroun Mountains ». Il les rattache à *C. stagnalis* Scop. D'après cet auteur, l'espèce est aussi répandue au Congo, en Abyssinie, Erythrée, Afrique orientale et en Europe.

— 1957 : O. HEDBERG, dans son intéressant travail intitulé « Afroalpine Vascular Plants », traite aussi le genre *Callitriche*. Il s'est basé sur les travaux de SAMUELSSON (1925, 1925*a*) et sur l'article de JÖRGENSEN (1923) ; il cite les nombres chromosomiques donnés par cet auteur. HEDBERG reconnaît *C. stagnalis* comme la seule espèce existant dans les régions montagneuses, où il a lui-même récolté plusieurs beaux spécimens (n^{os} *398, 604, 802, 939, 1650, 1763*, tous identifiés comme *C. stagnalis* en 1953). Sa liste de distribution, couvrant quatre pays, comprend une cinquantaine d'échantillons vus et en partie révisés par lui.

— 1958 : D'après A. ROBYNS (Flore du Congo Belge et du Ruanda-Urundi, on trouve au Congo *C. stagnalis*, « élément holarctique s'étendant vers le Sud jusque dans les régions montagneuses de l'Ethiopie, du Kenya et de Madagascar ». L'auteur a pu reconnaître deux formes écologiques décrites par GLÜCK (1924). Hormis le spécimen *Lebrun 4960* (voir fig. II, mais non signalé dans le texte), ROBYNS signale 7 échantillons.

— La même année, *C. stagnalis* a été mentionné par CUFODONTIS dans son « Enumeratio Plantarum Aethiopiae » (Bull. Jard. Bot. de l'Etat Bruxelles 28, p. 465). Après avoir cité RICHARD ainsi que SCHWEINFURTH & ASCHERSON (*C. verna* auct. *non* L.), il note le type de *C. stagnalis* et la répartition générale de l'espèce dans les pays africains suivants : Aethiopie, Kenia, Uganda, Tanzanie Nord, Ruanda Est, Congo Sud-Est et Nigeria.

— 1964 : Dans l'étude « Features of Afroalpine Plant Ecology », O. HEDBERG fait de nouveau mention de *C. stagnalis* Scop. ; il signale l'espèce au Mt Elgon, au Mt Kenya et dans une vallée du Ruwenzori.

— 1965 : En traitant les différents éléments phytogéographiques de la Flore afro-alpine, O. HEDBERG distingue notamment l'élément Boréal (élément de l'hémisphère N tempéré) auquel appartient *C. stagnalis* Scop.

— 1974 : D'après AGNEW, *C. stagnalis* Scop. est au Kenya une plante commune de la zone à Bambou et des altitudes plus élevées jusqu'à 14 000 ft. Il mentionne un seul échantillon (*Verdcourt 2000*).

— 1971 : La même espèce figure aussi dans la « Flora of the Galama Mountain » de O. HEDBERG. L'espèce, trouvée dans de petites mares à eau stagnante, fait partie des « streamside communities ».

— 1977 : Entre 1967 et 1973, O. HEDBERG a rapporté de nouvelles récoltes africaines. Sur une partie de ce matériel, I. HEDBERG a effectué des comptages chromosomiques ; il s'agit des n^os^ *4234, 4351, 4403, 5485* et *5574*. Ultérieurement nous reviendrons sur les résultats importants de ces comptages. Dans la liste, page 16, trois nombres différents ont été indiqués sous *C. stagnalis* Scop. Dans le texte, les auteurs semblent un peu hésitants sur leur identification : « it is also evident that the complements found in our African material agree much more with that found by SCHOTSMAN in *C. obtusangula* (SCHOTSMAN, 1967) than with those in *C. stagnalis* ».

— Notons, pour terminer, la publication de LOCK (1977) sur la végétation du Parc National du Ruwenzori, dans laquelle l'auteur fait mention d'une récolte de *C. stagnalis* Scop.

Ces exemples suffisent à démontrer que le binôme « *C. stagnalis* », recopié par les divers auteurs, a survécu dans la littérature et les identifications d'herbier pendant plus de 140 ans. Durant cette longue période, le deuxième binôme, « *C. verna* » de RICHARD, repris par SCHWEINFURTH & ASCHERSON, n'a joué qu'un rôle bref et insignifiant. L'autorité de HEGELMAIER et, ultérieurement, celle de SAMUELSSON étaient apparemment décisives pour les auteurs. De plus, la théorie de ENGLER sur le transport — par oiseaux migrateurs — de *C. stagnalis* de l'Europe à l'Afrique, donnait une explication plausible et a perpétué certainement la position de *C. stagnalis*.

Il reste les faits assez étonnants que personne n'a comparé sérieusement *C. stagnalis* avec le matériel africain et que personne non plus n'a été frappé par les différences morphologiques (nervation, forme des fruits, ...) entre divers échantillons d'Afrique.

DESCRIPTIONS DE TROIS NOUVELLES ESPÈCES

1. **Callitriche anisoptera** Schotsm., *sp. nov.*

— *C. stagnalis* auct. *non* SCOP. : O. HEDBERG, Symb. Bot. Upsal. 15 : 127 (1957), *p.p.*

Probabiliter amphibia. Folia spathulata, 5-8 mm longa, 2,5-3 mm lata, limbo elliptico ; petiolus brevior quam limbus, basi 1 mm latus, uninervius, limbus 3-5-nervius. Pili caulini sparse dispositi ; pilus 50-80 μm in diametro, a disco a 4-8 cellulis radialibus compositus. Pili foliares in epidermide superiore 30-50 μm in diametro, a disco a 4-8 cellulis compositi, in epidermide inferiore 40-60 μm in diametro, eodem modo

compositi. Pili axillares 40-50 µm alti, 50-60 µm lati, a 4-8 cellulis digitiformibus saepissime plane dispositis compositi. Flores solitares. Flos ♂ cum 2 bracteolis angustis, ad 1 mm longis. Stamen erectum, in statu dehiscentiae usque ad 6 mm elongatum, stans, raro plus minusve reclinatum. Anthera reniformis, in statu dehiscentiae 0,8-1 mm lata, granum pollinis subsphaericum vel ellipsoideum, luteum, 20-25 µm in diametro, 25-30 µm longum, 15-20 µm latum. Flos ♀ ebracteolatus vel cum 2 bracteolis ± bene evolutis, breviter pedunculatus, stylis primo erectis, postea subpatentibus, 1,5-3,5 mm longis. Fructus breviter pedunculatus, a latere visus latior quam altus, basin versus angustatus, saepe leviter asymetricus, 1,3-1,6 mm altus, 1,6-1,8 mm latus, in diametro maximo 0,8-1 mm crassus. Rima commissuralis in dimidio superiore fructus forman litteram U latam et satis profundam in mente revocans, in dimidio inferiore exalato lata et paullum profunda. Forma mericarpiorum eiusdem fructus in parte basali saepe dissimilis : mericarpia apicem versus alata, in latere dorsali cum alis modo irregulari ± longe descendentibus, vel alarum latitudo basin versus insensibiliter decrescens vel una aut altera ala subito terminans, ± in dimidium lateris dorsalis mericarpii. Pedunculus ca. 1 mm longus.

TYPUS : *Hedberg 398*, Uganda, U 2 : Ruwenzori, Bujuki Valley near Bigo camp, 3450 m, 22.3.1948 (holo-, BR ; iso-, EA, BM, K, UPS).

DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUE : Uganda, Zaïre.

Probablement amphibie (la récolte *Hedberg 398* pourrait être en partie une forme plus ou moins aquatique). Récoltes de ROSS et de OSMASTON : plantes prostrées, à tiges rampantes. Feuilles (Fig. 1, *1, 2*) spatulées, à limbe elliptique, longues de 5-8 mm, larges de 2,5-3 mm. Pétiole plus court que le limbe, à la base large de 1 mm. Nervation : pétiole à 1 nervure, limbe à 3-5 nervures. Poils caulinaires assez espacés, à disque composé de (4-) 8 cellules radiaires, ca. 50-80 µm diam. (Fig. 1, *3, 4*). Poils foliaires de l'épiderme supérieur à disque composé de 4-8 cellules, ca. 30-50 µm diam. (Fig. 1, *5, 6*), ceux de l'épiderme inférieur à disque composé de 4-8 cellules, ca. 40-60 µm diam. Poils axillaires (Fig. 1, *7-9*) à 4-8 cellules digitiformes, le plus souvent disposées en un plan, hauts de 40-50 µm, larges de 50-60 µm.

Fleurs solitaires (Fig. 1, *10*). Fleur ♂ à 2 bractéoles étroites, longues de 1 mm. Etamine dressée, au moment de la déhiscence longue de 2-3,5 mm ; après la déhiscence allongée jusqu'à 6 mm, dressée, rarement à peu près horizontale ou un peu courbée. Anthère (Fig. 1, *11, 12*) réniforme, au moment de la déhiscence large de 0,8-1 mm, quelquefois un peu plus haute que large. Après la déhiscence, les deux valves se replient vers le dehors et la columelle devient visible. Pollen subsphérique et ellipsoïdal, jaune, 20-25 µm de diam., long de 25-30 µm, large de 15-20 µm (Fig. 1, *13*). Fleur ♀ (Fig. 1, *10, 14*) sans bractéoles ou à 2 bractéoles plus ou moins bien développées, courtement pédonculée ; styles d'abord dressés, ultérieurement à peu près horizontalement étalés, longs de 1,5-3,5 mm.

Fruits (Fig. 1, *15-24*) courtement pédonculés, en vue latérale plus larges que hauts et à échancrure assez large et assez profonde, rétrécis vers la base, souvent légèrement asymétriques, hauts de 1,3-1,6 mm, larges de 1,6-1,8 mm, épais de 0,8-1 mm. La bractéole reste parfois sur le fruit mûr (Fig. 1, *17*). Sillon commissural dans la partie supérieure du fruit en forme d'U large et assez profond (Fig. 1, *16, 23*), dans la moitié inférieure non ailée large et peu profond (Fig. 1, *24*). Méricarpes adaxiaux et abaxiaux dans la partie supérieure du fruit légèrement divergents, dans la partie inférieure à peu près parallèles ou légèrement convergents vers le sillon (Fig. 1, *23, 24*). Méricarpes d'un même fruit souvent de forme et de dimensions différentes, ailés au sommet et au moins sur une partie du côté dorsal. Aile se terminant brusquement à peu près à demi-hauteur du côté dorsal (Fig. 1, *20*) ou diminuant insensiblement en largeur vers la base (Fig. 1, *20*, méricarpe de droite), mais parfois aussi continuant sur la partie basale (Fig. 1, *22*).

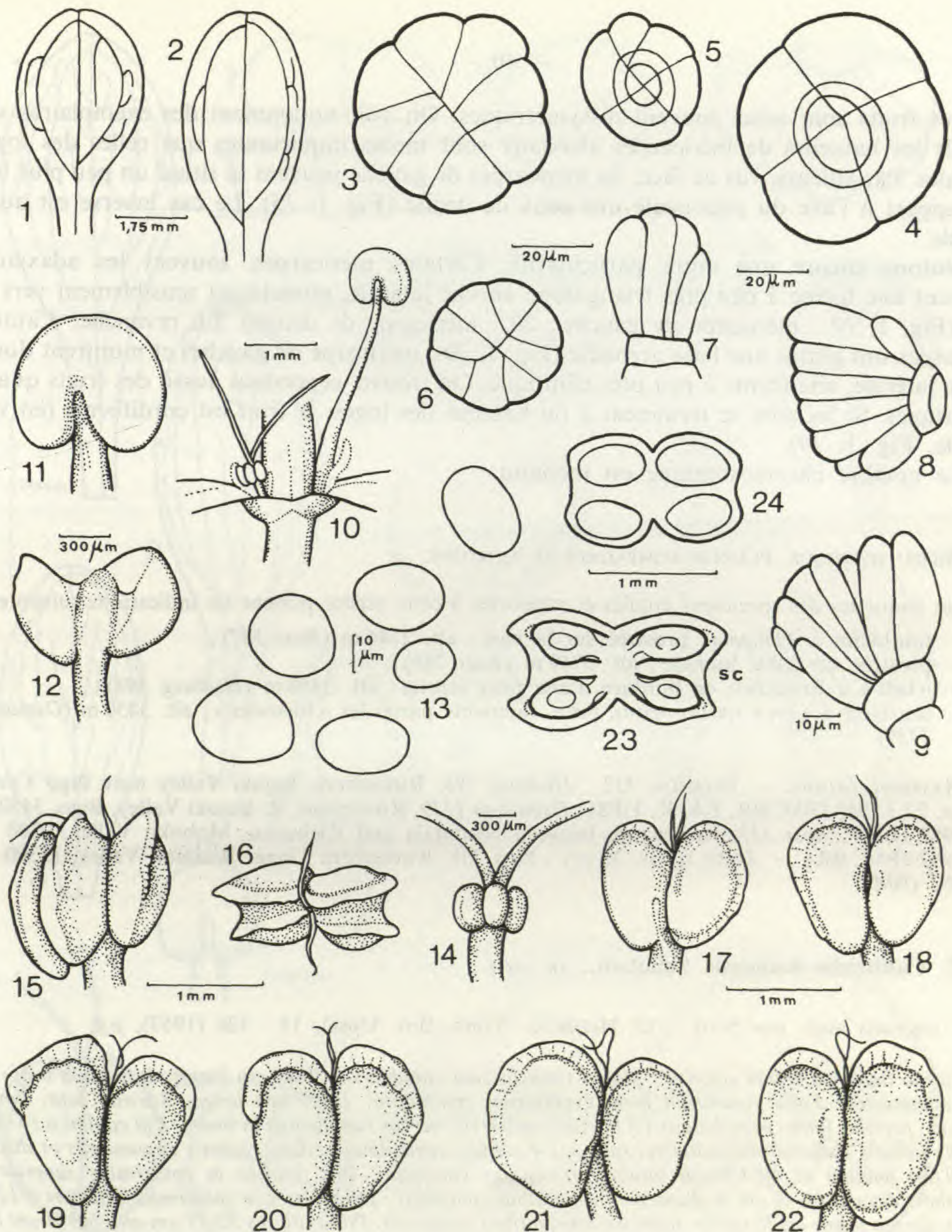


FIG. 1. — **Callitriche anisoptera** Schotsm. : **1, 2,** deux feuilles et leur nervation (resp. *Hedberg 398*, EA, *Ross 537*, BM) ; **3, 4,** poils caulinaires vus de dessus (*Hedberg 398*, EA) ; **5, 6,** poils de l'épiderme supérieur vus de dessus (*Hedberg 398*) ; **7-9,** poils axillaires (7 : *Ross 537*, BM ; 8, 9 : *Hedberg 398*, EA) ; **10,** à droite et à gauche bases de feuilles ; à gauche : fleur femelle pourvue de 2 bractéoles ; à droite : fleur mâle pourvue d'une bractéole (*Hedberg 398*, EA) ; **11, 12,** anthères (*Ross 537*, BR) : 11, avant la déhiscence, vue de face ; 12, déhiscence séparant les 2 valves, columelle visible ; **13,** grains de pollen (*Hedberg 398*, BR) ; **14**, fleur femelle (*Hedberg 398*, BR) ; **15-24,** fruits : 15, vu de face (*Hedberg 398*, BR) ; 16, vu de dessus (*ibid.*) ; 17, 18, deux vues latérales d'un même fruit (*Osmaston 1739*, BM) ; 19, 20, deux vues latérales d'un même fruit (*Ross 537*, BM) ; 21, 22, deux vues latérales d'un autre fruit du même échantillon ; 23, 24, sections transversales (*Ross 537*, BR) ; 23, partie supérieure ; méricarpes de gauche (abaxiaux) et méricarpes de droite (adaxiaux) divergents ; en traits épais : couches internes du péricarpe à épaississements, entourant la graine ; en pointillés : aile ; sc : sillon commissural ; 24, partie inférieure ; méricarpes de gauche et de droite à peu près parallèles ou légèrement convergents.

Les fruits sont assez souvent dissymétriques. On voit notamment des exemplaires sur lesquels les hauteurs de méricarpes abaxiaux sont moins importantes que celles des loges adaxiales. Par ailleurs, vus de face, les méricarpes de gauche peuvent se situer un peu plus bas par rapport à l'axe du pédoncule que ceux de droite (Fig. 1, *15*). Le cas inverse est aussi possible.

Notons encore une autre particularité. Certains méricarpes, souvent les adaxiaux, montrent une forme à peu près triangulaire en vue latérale, rétrécissant sensiblement vers la base (Fig. 1, *19* : méricarpe de gauche ; *20* : méricarpe de droite). En revanche, d'autres méricarpes ont plutôt une base arrondie (Fig. 1, *20* : méricarpe de gauche) et montrent donc, en vue latérale, une forme à peu près elliptique. On trouve, cependant aussi, des fruits quasi-symétriques. Si les ailes se terminent à mi-hauteur des loges, le fruit est cordiforme (en vue latérale, Fig. 1, *19*).

Le nombre chromosomique est inconnu.

MILIEU HYDRIQUE, PLANTES COMPAGNES ET ALTITUDE.

Les étiquettes des spécimens étudiés et rapportés à cette espèce portent les indications suivantes :

— tourbières à *Philippia* ; prostrée sur la vase ; alt. 2744 m (*Ross 537*) ;
— prostrée sur sable humide ; alt. 3749 m (*Ross 769*) ;
— « belt » à Ericacées, en bordure d'une piste étroite ; alt. 3450 m (*Hedberg 398*) ;
— tourbière à *Carex runssoroensis*, piste, rampante parmi les « tussocks » ; alt. 3450 m (*Osmaston 1739*).

MATÉRIEL ÉTUDIÉ. — UGANDA, U2 : *Hedberg 398*, Ruwenzori, Bujuki Valley near Bigo Camp, 3450 m, 22.3.1948 (BM, BR, EA, K, UPS) ; *Osmaston 1739*, Ruwenzori, R. Bujuki Valley, Bigo, 3450 m, 27.7.1952 (BM) ; *Ross 537*, Ruwenzori, between Nyabitala and Kichuchu, Mobuku Valley, 9200 ft., 13.7.1952 (BM, BR). — ZAÏRE (prov. Kivu) : *Ross 769*, Ruwenzori, Upper Ruamoli Valley, 12300 ft., 3.8.1952 (BM).

2. **Callitriche keniensis** Schotsm., *sp. nov.*

— *C. stagnalis* auct. *non* SCOP. : O. HEDBERG, Symb. Bot. Upsal. 15 : 126 (1957), *p.p.*

Forma aquatica solum cognita : planta robusta cum caulibus ad 30-40 cm longis. Rosulae a 6-8(-10) foliis compositae. Folia rosularum bene evolutarum spathulata, 15-20 mm longa, 4-6 mm lata, limbus ellipticus, petiolus limbo aequilongus vel brevior, uninervis, nervus ramificatus in limbo. Pili caulini a (8-)12-16(-19) cellulis radiatim dispositis vel raro a 1-4 cellulis centralibus cellulis radiatis circumdatis et discum 80-150 µm longum et 60-130 µm latum formantibus compositi. Pili foliares in epidermide superiori a 4-8 cellulis discum 40-45 µm in diametro formantibus compositi ; pili foliares in epidermide inferiori a 12-16 cellulis discum usque ad 70 µm in diametro formantibus compositi. Pili axillares 50-55 µm alti, 60-70 µm lati, a 4-8 cellulis digitiformibus plane dispositis compositi. Flores solitarii vel flos ♂ et flos ♀ bini in axilla foliari ; bracteolae 2, 1,5-2 mm longae, usque ad 0,6 mm latae. Flos ♂ cum stamine in statu dehiscentiae erecto, ca. 4 mm longo, post dehiscentiam erecto vel recurvato, interdum retroflexo, usque ad 6,5 mm elongato ; anthera reniformis, in statu dehiscentiae 0,7-0,9 mm lata ; granum pollinis subsphaericum, luteum, 20-30 µm in diametro. Flos ♀ subpedunculatus ; styli erecti vel subpatentes, 2-3 mm longi. Fructus a latere visus subellipticus, altior quam latus, raro suborbicularis, 1,6-1,8 mm altus, 1-3-1,5 mm latus, 0,8-1 mm in diametro. Styli remanentes erecti, usque ad 1 mm longi ; rima commissuralis lata, parum profunda ; mericarpia dorso valde obtuso ; ala non evoluta ; interdum unum et alterum pericarpia abortientia.

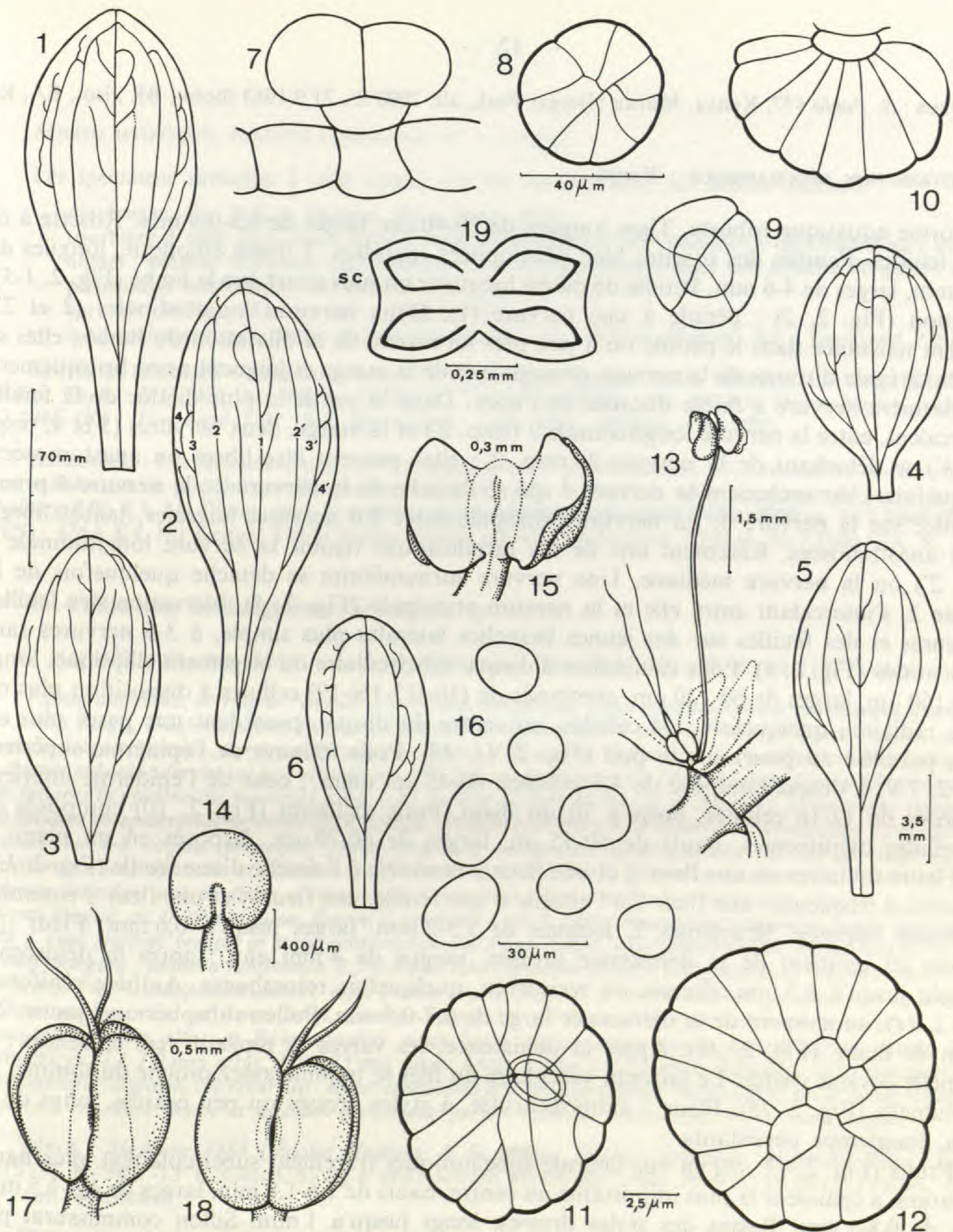


FIG. 2. — **Callitriche keniensis** Schotsm. : **1-5,** feuilles de rosettes flottantes montrant la nervation (*Paulo 977*, BR) ; **6,** feuille d'une jeune tige latérale, à nervation simple (*ibid.*) ; **7,** poil de l'épiderme supérieur vu de face (*Allt 58*) ; **8, 9,** poils de l'épiderme supérieur vus de dessus (*Paulo 977*, EA) ; **10,** poil axillaire (*Paulo 977*, EA) ; **11, 12,** poils caulinaires vus de dessus (*Paulo 977*, BR) : **11,** disque à quinze cellules rayonnantes, cellule basale visible par transparence ; **12,** disque à trois cellules centrales, seize cellules rayonnantes ; **13,** une fleur mâle et une fleur femelle ensemble à l'aiselle d'une feuille ; deux bractéoles développées (*Paulo 977*, BR) ; **14, 15,** anthères : 14, avant la déhiscence, vue de face (*Paulo 977*) ; 15, après la déhiscence, valves repliées vers le dehors ; faisceau vasculaire et columelle visibles (*ibid.*) ; **16,** grains de pollen (*Paulo 977*) ; **17, 18,** fruits ; vues latérales (*Paulo 977*) : 17, quatre méricarpes développés, une bractéole persistante ; 18, trois méricarpes ; **19,** section transversale du fruit (*Paulo 977*) ; méricarpes de gauche et de droite légèrement divergents ; sillon commissural (sc) peu profond ; en traits épais : couches internes du péricarpe à épaississements, entourant la graine.

TYPUS : *S. Paulo 977*, Kenya, Murua Nysigar Peak, alt. 7000 ft., 21.9.1963 (holo-, BR ; iso-, EA, K, PRE).

DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUE : Kenya.

Forme aquatique robuste. Tiges longues de 30-40 cm, larges de 0,8-0,9 mm. Rosette à 6-8(-10) feuilles. Feuilles des rosettes bien développées spatulées, à limbe elliptique, longues de 15-20 mm, larges de 4-6 mm. Pétiole de même longueur ou plus court que le limbe (Fig. 2, *1-5*). Nervation (Fig. 2, *2*) : pétiole à une nervure (1). Deux nervures longitudinales (2 et 2′) prennent naissance dans le pétiole ou à peu près au niveau de la dilatation du limbe ; elles se trouvent à égale distance de la nervure principale et de la marge et joignent assez brusquement cette dernière nervure à faible distance de l'apex. Dans la partie la plus dilatée de la feuille s'intercalent, entre la nervure longitudinale 2 (resp. 2′) et la marge, deux nervures (3 et 4, resp. 3′ et 4′) se détachant de la nervure 2, resp. 2′ ; elles peuvent être libres ou anastomosées. Quelquefois, c'est seulement la nervure 3 qui se détache de la nervure 2 ; la nervure 4 prend naissance sur la nervure 3. La nervure principale émet 3-6 nervures latérales, tantôt libres, tantôt anastomosées. Rarement une de ces ramifications rejoint la nervure longitudinale 2 (resp. 2′) ou la nervure médiane. Une nervure surnuméraire se détache quelquefois de la nervure 2, s'intercalant entre elle et la nervure principale (Fig. 2, *5*). Nervation des feuilles inférieures et des feuilles sur des jeunes branches latérales plus simple, à 3-5 nervures sans ramifications (Fig. 2, *6*). Poils caulinaires à disque subcirculaire ou largement elliptique, longs de 80-150 μm, larges de 60-130 μm, composés de (10-)12-16(-19) cellules à disposition plus ou moins radiaire ; quelquefois, 1-4 cellules, au centre du disque, possèdent une paroi plus ou moins parallèle au pourtour du poil (Fig. 2, *11, 12*). Poils foliaires de l'épiderme supérieur (Fig. 2, *7-9*) à disque composé de 4-8 cellules, 40-45 μm diam. ; ceux de l'épiderme inférieur composés de 12-16 cellules, jusqu'à 70 μm diam. Poils axillaires (Fig. 2, *10*) composés de 4-8 cellules digitiformes, hauts de 50-55 μm, larges de 60-70 μm, disposés en un plan.

Fleurs solitaires ou une fleur ♂ et une fleur ♀ ensemble à l'aisselle d'une feuille (Fig. 2, *13*). Disposition fréquente : une fleur ♀ à l'aisselle d'une feuille, une fleur ♂ et une fleur ♀ ensemble à l'aisselle opposée. Bractéoles 2, longues de 1,5-2 mm, larges jusqu'à 0,6 mm. Fleur ♂ : étamine au moment de la déhiscence dressée, longue de 4 mm env. ; après la déhiscence allongée jusqu'à 6,5 mm, dressée ou recourbée, quelquefois retombante. Anthère réniforme (Fig. 2, *14*), au moment de la déhiscence large de 0,7-0,9 mm. Pollen subsphérique, jaune, 20-30 μm de diam. (Fig. 2, *16*). Après la déhiscence, les valves se replient vers le dehors ; la columelle devient visible. Le faisceau vasculaire du filet se termine assez proche du sommet de la columelle (Fig. 2, *15*). Fleur ♀ subpédonculée, à styles dressés ou peu écartés, longs de 2-3 mm, longtemps persistants.

Fruits (Fig. 2, *17, 18*) en vue latérale subelliptiques (rarement subcirculaires), plus hauts que larges, à épaisseur la plus importante au centre, hauts de 1,6-1,8 mm, larges de 1,3-1,5 mm, épais de 0,8-1 mm. Restes des styles dressés, longs jusqu'à 1 mm. Sillon commissural peu profond (Fig. 2, *19*). Méricarpes à dos très obtus. En section transversale, méricarpes adaxiaux et abaxiaux légèrement divergents (Fig. 2, *19*).

Le nombre chromosomique est inconnu.

MILIEU HYDRIQUE, PLANTES COMPAGNES ET ALTITUDE.

Les spécimens rattachés à cette espèce ont été récoltés dans les milieux suivants :
— marécage ; alt. 2134 m (Kenya, K2 ; *Paulo 977*) ;
— tourbière à côté d'un cours d'eau, dans *Dendrosenecio* et « tussocks » de Graminées ; avec des algues ; plantes flottantes récoltées au cours de la matinée, dans une couche de glace ; station pleinement ensoleillée ; alt. 4054 m (Kenya, K4 ; *Allt 58*) ;
— lac ; alt. 4176 m (Kenya, K3 ; *Taylor 3716*) ;
— lac ; seulement une petite rosette émergente ; alt. 3450 m (Kenya, K4 ; *Townsend 2281*).

MATÉRIEL EXAMINÉ. — KENYA : *Paulo 977*, K2, Musua Nysigar Peak, 7000 ft., 21.9.1963 (BR, EA, K, PRE) ; *Taylor 3716*, K3, Mt Elgon, 13700 ft., 25.2.1935 (BM) ; *Allt 58*, K4, Hinde Valley, 13300 ft., 3.2.1965 (K) ; *Townsend 2281*, K4, Mt Kenya, Lake Ellis, 3450 m, 19.1.1985.

REMARQUE : Les spécimens qui suivent appartiennent probablement à *C. keniensis* ; ces échantillons sont stériles ou ne portent que des jeunes fruits. (Etudié : nervation, poils, anatomie du jeune fruit). — *Hedberg 939*, K3, Mt Elgon, dans le cratère (région alpine), petit cours d'eau, 4000 m, 14.5.1940 (EA, K, UPS) ; *1763*, K4, Mt Kenya, Teleki Valley (région alpine), petite mare, 4250 m, 30.7.1940 (EA, K, UPS).

3. **Callitriche hedbergiorum** Schotsm., *sp. nov.*

— *C. stagnalis* auct. *non* SCOP. : I. & O. HEDBERG, Bot. Not. 130 : 5, 6, 16 (1977), *p.p.*

Planta amphibia, ut videtur. Rosula a 6-8 foliis composita. Folia rosularum bene evolutarum spathulata, 6-6,5 mm longa, 2-3,5 mm lata, limbus ellipticus vel rhomboideus, petiolus brevior quam limbus, uni- vel binervis (raro trinervis), nervi ramificantes in limbo. Pili caulini copiosi, ab 8-10 cellulis radiatim dispositis et discum suborbicularem vel late ellipticum, 150-230 µm longum et 45-125 µm latum formantibus compositi. Pili foliares in epidermide superiori a 4-6 (-8) cellulis discum 40-90 µm in diametro formantibus compositi ; pili foliares in epidermide inferiori ab 8 cellulis discum 120-150 µm in diametro formantibus compositi. Pili axillares a 4-8 cellulis praecipue plane dispositis compositi, 40-50 µm alti, 45-125 µm lati. Cellulae digitiformes, interdum una et altera a dissepimento transversali vel obliquo in duabus partibus divisae ; pars superior interdum autem divisa a dissepimento verticali. Flores solitarii ; bracteolae florum ♂ 1 vel 2, 1-1,5 mm longae, ca. 0,25 mm latae, florum ♀ vel 0 vel 1 vel 2 (duae bracteolae praesentes saepe inaequales). Flos ♂ cum stamine erecto, in statu dehiscentiae 1-1,5 mm longo, post dehiscentiam semper erecto et ad 6-10 mm elongato ; anthera reniformis, 0,5-0,8 mm lata ; granum pollinis subsphaericum, luteum, 18-25 µm in diametro. Flos ♀ subpedunculatus ; styli primo erecti, postea ± horizontaliter patentes vel recurvati et caulem amplectentes, ad 3 mm longi. Fructus subsessilis vel breviter pedunculatus, ebracteolatus, a latere visus latior quam altus, a facie abaxiali visus basin versus latior quam apicem versus, saepe leviter asymetricus, 1,1-1,3 mm altus, 1,5-1,75 mm latus, basin versus 1-1,2 mm in diametro. Styli remanentes ± horizontaliter dispositi vel recurvati. Rima commissuralis haud profunda. Mericarpia dorso valde rotundata, exalata ; interdum unum et alterum pericarpia parum evoluta. Pedunculus 0,75-2 mm longus.

TYPUS : *Hedberg 5485* (récolte *Hedberg & Getachwe Aweke*), Ethiopie, Begemdir Prov., Simien 13°15′-16′ N, 38°3′-13′ E, Geech, along a small stream above the camp, 3650 m, 19.10.1973 (holo-, UPS ; iso-, coll. HEDBERG).

DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUE : Ethiopie.

Plante probablement à formes terrestre et aquatique. Tiges ramifiées. Rosettes (flottantes ?), composées de 6-8 feuilles (Fig. 3, *1*). Feuilles spatulées (Fig. 3, *2-5*) à limbe largement elliptique ou légèrement rhomboïde, longues de 6-6,5 mm, larges de 2-3,5 mm. Pétiole plus court que le limbe, large de 1 mm. Nervation : pétiole à 1, 2 ou, plus rarement, 3 nervures. Quelques exemples : en cas de pétiole à 2 nervures, une des deux est la nervure médiane (1) ; elle est

souvent déplacée par rapport à l'axe médian de la feuille. L'autre (2) est plus ou moins parallèle à la marge, plus proche de celle-ci que la nervure médiane ; elle rejoint assez brusquement la nervure médiane en dessous de l'apex. Dans l'autre moitié de la feuille, la nervure principale émet dans sa partie inférieure, à des hauteurs variables, une nervure (2′) qui, au niveau de la grande dilatation du limbe, se trouve à la même distance d'elle que de la nervure 2. La nervure 2′ rejoint la nervure médiane en dessous de l'apex (Fig. 3, *3*). En cas d'un pétiole à 1 nervure (située souvent à côté de l'axe médian de la feuille) (Fig. 3, *2*), les nervures 2 et 2′ prennent, en général, naissance à la hauteur de la dilatation du limbe. Une nervure peut se détacher de la nervure 2 (resp. 2′) entre celle-ci et la nervure médiane ; elle est libre ou elle peut rejoindre la nervure 1 ou la nervure dont elle est issue. La nervure 2 émet aussi, entre elle et la marge, une nervure (3) qui reste libre ou s'anastomose avec elle en formant un ou plusieurs arcs. Chez les deux types de feuilles (Fig. 3, *2, 3*), la nervure médiane émet, dans sa partie supérieure, 1-3 nervures. Celles-ci rejoignent la nervure médiane ou la nervure 2 (resp. 2′) ; quelquefois elles restent libres. Ces nervures montrent souvent de petites ramifications libres. Si le pétiole possède 3 nervures, la ramification est à peu près pareille ou plus simple (Fig. 3, *5*). Poils caulinaires très nombreux, à disque subcirculaire ou largement elliptique, long de 150-230 μm, composé de 8-10 cellules radiaires (Fig. 3, *6*). Poils foliaires de l'épiderme supérieur à disque composé de 4-6(-8) cellules (vers le pétiole 8 cellules), 40-90 μm diam. (Fig. 3, *8*) ; ceux de l'épiderme inférieur à disque composé de 8 cellules, 120-150 μm diam. (Fig. 3, *7*). Poils axillaires à 4-8 cellules digitiformes en général disposées en un plan, hauts de 40-50 μm, larges de 45-125 μm. Une ou quelques cellules se divisent quelquefois en deux parties par une paroi transversale ou oblique ; la cellule inférieure peut être divisée encore une fois par une cloison perpendiculaire à sa base (Fig. 3, *9-11*).

Fleurs solitaires. Bractéoles des fleurs ♂ 1 à 2, étroites, longues jusqu'à 1,5 mm. Si 2 bractéoles sont présentes, leur longueur peut être égale ou inégale (Fig. 3, *1, 12*). Bractéoles des fleurs ♀ 0, 1 ou 2, longues jusqu'à 1,2 mm (Fig. 3, *1, 13*). En cas de 2 bractéoles, leur longueur est souvent inégale. Elles sont caduques sur le fruit mûr. Fleur ♂ : étamine dressée, au moment de la déhiscence longue de 1-1,5 mm, allongée après la déhiscence jusqu'à 6 (-10) mm (Fig. 3, *1, 12*). Anthère réniforme, large de 0,5-0,8 mm. Pollen subsphérique, jaune, 18-25 μm de diam. (Fig. 3, *14*). Fleur ♀ subpédonculée ; styles d'abord dressés, ultérieurement étalés à peu près horizontalement, quelquefois courbés en arrière et embrassant la tige, longs jusqu'à 3 mm (Fig. 3, *1, 13*).

Fruits (Fig. 3, *15-19*) subsessiles ou courtement pédonculés, vus de face plus large à la base qu'au sommet, en vue latérale plus larges que hauts, souvent un peu asymétriques, larges de 1,5-1,75 mm, hauts de 1,1-1,3 mm, épais (à la base) de 1-1,2 mm. Restes des styles à peu près horizontaux ou recourbés. Sillon commissural très peu profond (Fig. 3, *17, 20*). Méricarpe à dos très arrondi, sans aile. Quelquefois 1 ou 2 méricarpes d'un fruit moins développés. En section transversale, méricarpes adaxiaux et abaxiaux à peu près parallèles (Fig. 3, *20*).

Nombre chromosomique : I. Hedberg a dénombré 2n = 10 chromosomes pour la récolte *Hedberg 5485* (Hedberg & Hedberg, 1977).

Milieu hydrique et altitude :

— petit cours d'eau, 3650 m (*Hedberg 5485*) ;
— ruisseau, 3200-3352 m (*Schimper 727*).

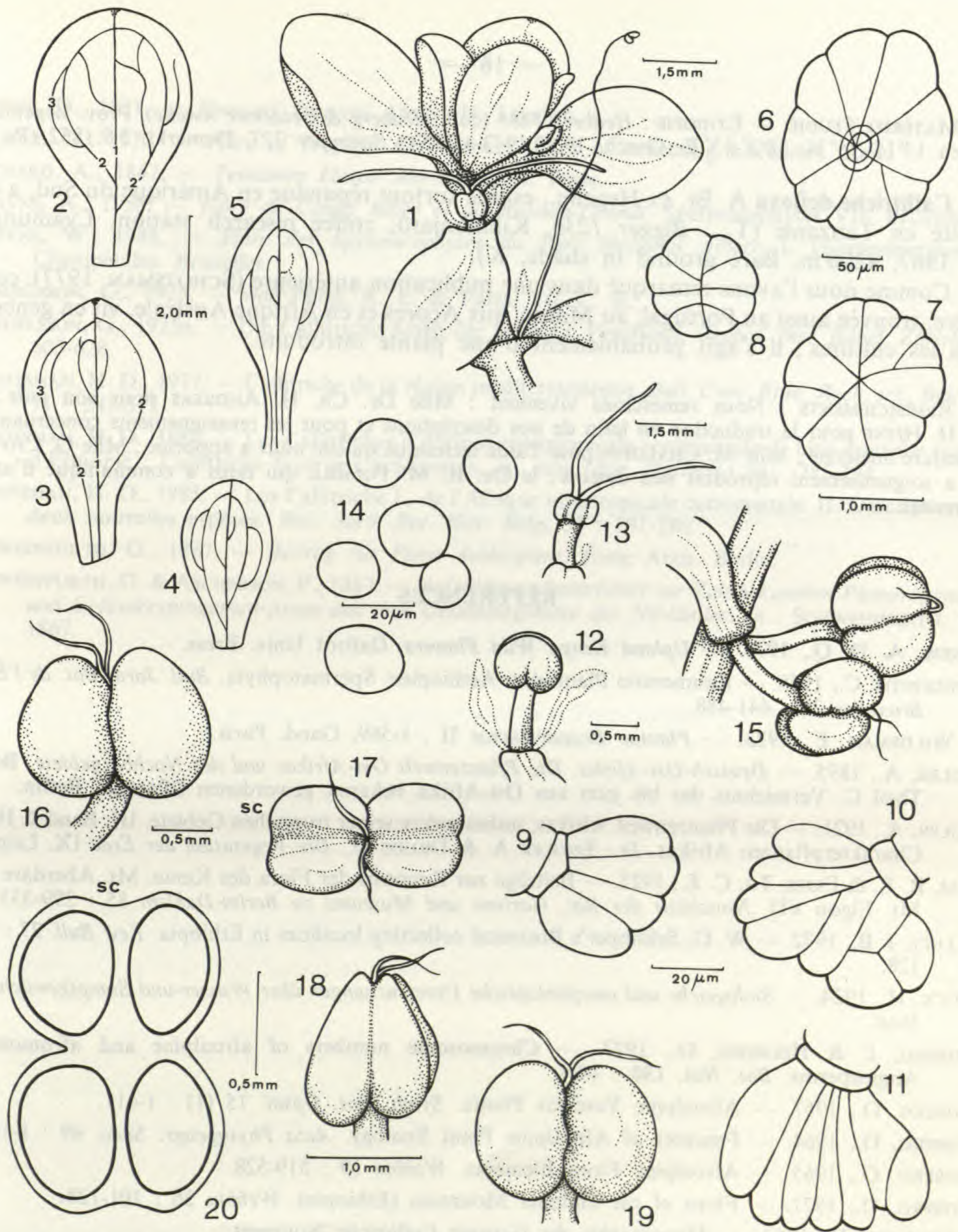


FIG. 3. — **Callitriche hedbergiorum** Schotsm. : **1**, : rosette foliaire, portant des fleurs ; au centre : fleur femelle à 2 bractéoles et à styles étalés ; à droite : anthère avant la déhiscence visible ; à droite, en bas : étamine après la déhiscence, filet allongé et à 2 bractéoles (*Hedberg 5485*) ; **2, 5**, feuilles et leur nervation ; pétioles à 1, 2 et 3 nervures (2, 3, 4 : *Schimper 727* ; 5 : *Hedberg 5485*) ; **6**, poil pelté caulinaire, vu de dessus ; **7**, poil de l'épiderme inférieur ; **8**, poil pelté de l'épiderme supérieur, vu de dessus (*Schimper 727*) ; **9-11**, poils axillaires (*Schimper 727*) ; **12**, étamine à 2 bractéoles, avant la déhiscence (*Hedberg 5485*) ; **13**, fleur femelle pédonculée à 1 bractéole très réduite (*Hedberg 5485*) ; **14**, grains de pollen (*Schimper 727)* ; **15**, paire de feuilles (1 feuille enlevée) à jeunes fruits pédonculés ; 1 fruit à chaque aisselle de feuille (*Hedberg 5485*) ; **16-18**, fruits (*Hedberg 5485*) : 16, vue latérale ; 17, vue de dessus ; 18, vue de face ; **19**, vue latérale d'un fruit (*Schimper 727*) ; **20**, section transversale d'un fruit, partie inférieure ; 4 méricarpes à peu près parallèles ; en traits épais : couches internes du péricarpe, à épaississements, entourant la graine (*Hedberg 5485*).

MATÉRIEL ÉTUDIÉ. — ETHIOPIE : *Hedberg 5485* (coll. *Hedberg & Getachwe Aweke*), Prov. Begemdir, Simien 13°15'-16' N, 38°3'-13' E, Geech, 19.10.1973 (UPS) ; *Schimper 727*, Demerki, 3.9.1852 (P).

Callitriche deflexa A. Br. ex Hegelm., espèce surtout répandue en Amérique du Sud, a été récolté en Tanzanie (T_2 : *Bigger 1236*, Kilimanjaro, coffee research station, Lyamungu, 22.7.1967, 4200 m, Bare ground in shade, K).

Comme nous l'avons remarqué dans une publication antérieure (SCHOTSMAN, 1977), cette espèce, trouvée aussi au Portugal, au Maroc, aux Açores et en Afrique Australe, vit en général, dans les cultures ; il s'agit probablement d'une plante introduite.

REMERCIEMENTS : Nous remercions vivement : Mlle Dr. Ch. H. ANDREAS pour son aide ; le Dr. H. HEINE pour la traduction en latin de nos descriptions et pour les renseignements concernant la littérature ancienne ; Mlle M. CHALOPIN pour l'aide technique qu'elle nous a apportée ; Mlle G. CHYPRE qui a soigneusement reproduit nos dessins ; le Dr. R. M. POLHILL qui nous a communiqué d'utiles références.

RÉFÉRENCES

AGNEW, A. D. Q., 1974. — *Upland Kenya Wild Flowers*. Oxford Univ. Press.

CUFODONTIS, C., 1958. — Enumeratio Plantarum Aethiopiae. Spermatophyta. *Bull. Jard. Bot. de l'État, Bruxelles* 28 : 441-488.

DE WILDEMAN, E., 1923. — *Plantae Bequaertianae* II : 1-569. Gand. Paris.

ENGLER, A., 1895. — *Deutsch-Ost-Afrika. Die Pflanzenwelt Ost-Afrikas und der Nachbargebiete*. Bd V, Theil C: Verzeichnis der bis jetzt aus Ost-Afrika bekannt gewordenen Pflanzen. Berlin.

ENGLER, A., 1921. — Die Pflanzenwelt Afrikas, insbesondere seiner tropischen Gebiete. III. Band 2. Heft : Charakterpflanzen Afrikas. *In* : ENGLER A. & DRUDE O., *Die Vegetation der Erde* IX. Leipzig.

FRIES, R. E. & FRIES, TH. C. E., 1925. — Beiträge zur Kenntnis der Flora des Kenia, Mt. Aberdare und Mt. Elgon VII. *Notizblatt des Bot. Gartens und Museums zu Berlin-Dahlem* 85 : 299-333.

GILLETT, J. B., 1972. — W. G. Schimper's Botanical collecting localities in Ethiopia. *Kew Bull.* 27 : 115-128.

GLÜCK, H., 1924. — *Biologische und morphologische Untersuchungen über Wasser-und Sumpfgewächse* 4. Jena.

HEDBERG, I. & HEDBERG, O., 1977. — Chromosome numbers of afroalpine and afromontane Angiosperms. *Bot. Not.* 130 : 1-24.

HEDBERG, O., 1957. — Afroalpine Vascular Plants. *Symb. Bot. Upsal.* 15 (1) : 1-411.

HEDBERG, O., 1964. — Features of Afroalpine Plant Ecology. *Acta Phytogeogr. Suec.* 49 : 1-144.

HEDBERG, O., 1965. — Afroalpine Flora Elements. *Webbia* 19 : 519-528.

HEDBERG, O., 1971. — Flora of the Galama Mountain (Ethiopia). *Webbia* 26 : 101-128.

HEGELMAIER, F., 1864. — *Monographie der Gattung Callitriche*. Stuttgart.

HUTCHINSON, J. & DALZIEL, J. M., 1954. — *Flora of West Tropical Africa*. Vol. I, part 1. Ed. 2, revised by KEAY, R. W. J. London.

JÖRGENSEN, C. A., 1923. — Studies on Callitrichaceae. *Bot. Tidsskr.* 38 : 81-126.

KEAY, R. W. J., 1954, — *vide* HUTCHINSON, J. & DALZIEL, J. M.

LOCK, J. M., 1977. — The vegetation of Ruwenzori National Park, Uganda. *Bot. Jahrb.* 98 (Heft 3) : 372-448.

Oliver, D., 1871. — *Flora of Tropical Africa*. II. London.

Polhill, D., 1970. — *Flora of Tropical East Africa*. Index of collecting Localities. Kew.

Richard, A., 1847. — *Tentamen Florae Abyssinicae*. I. Paris.

Robyns, A., 1958. — *Flore du Congo Belge et du Ruanda-Urundi*. Spermatophytes VII. Bruxelles.

Robyns, W., 1948. — *Flore des Spermatophytes du Parc National Albert*. I. Gymnospermes et Choripétales. Bruxelles.

Samuelsson, G., 1925. — *vide* Fries, R. E. & Fries, Th. C. E.

Samuelsson, G., 1925*a*. — Die Callitriche-Arten der Schweiz. *Veröffentl. Geobot. Inst. Rübel, Zürich* 3 : 603-628.

Schotsman, H. D., 1977. — Callitriche de la région méditerranéenne. *Bull. Cent. Etud. Rech. sci., Biarritz* 11 : 241-312.

Schotsman, H. D., 1984. — Les Callitriches d'Afrique intertropicale continentale. I. Une nouvelle espèce d'Éthiopie : Callitriche favargeri Schotsman, sp. nov. *Bot. Helvetica* 94 : 285-294.

Schotsman, H. D., 1985. — Les Callitriche L. de l'Afrique intertropicale continentale. II. Description de deux nouvelles espèces. *Bull. Jard. Bot. Nat. Belg.* 55 : 291-296.

Schweinfurth, G., 1867. — *Beitrag zur Flora Aethiopiens*. Erste Abth. Berlin.

Schweinfurth, G. & Ascherson, P., 1867. — *Aufzählung sämmtlicher zur Zeit bekannten Phanerogamen- und Gefässkryptogamen-Arten aus dem Gesammtgebiete der Nil-länder*. *In* : Schweinfurth, G., 1867.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **10**, 1988,
section B, *Adansonia,* n° 1 : 19-24

Contribution à l'étude des *Orchidaceae* de Madagascar et des Mascareignes. XXIII

J. Bosser

Résumé. — Identité de *Angraecum triquetrum* Thouars de La Réunion. Description de deux *Angraecum* nouveaux, l'un de La Réunion, l'autre de Madagascar.

Summary. — Identity of *Angraecum triquetrum* Thouars from Reunion Island. Description of two species of *Angraecum*, one from Reunion, the other from Madagascar.

Jean Bosser, ORSTOM, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 Paris, France.

1. ANGRAECUM BORBONICUM, ESPÈCE OUBLIÉE DES MASCAREIGNES.

Quand du Petit Thouars décrivit son *Angraecum triquetrum* dans son ouvrage « Histoire particulière des plantes Orchidées recueillies sur les trois îles australes d'Afrique, de France, de Bourbon et de Madagascar (1822) », il figura sur la planche 49, deux espèces différentes. L'une en fruits, appartient au genre *Angraecum*, l'autre en fleurs appartient au genre *Jumellea*. Dans ce qui sert de description à l'espèce, c'est-à-dire les caractères retenus dans la clé du second Tableau en tête de l'ouvrage, Thouars ne donne que des caractères de la plante en fleurs, donc du *Jumellea* et ne fait aucune mention du fruit de la seconde plante. Mais, quand il choisit le nom de son espèce, il utilise l'épithète « *triquetrum* » que, de toute évidence, il tire de la forme du fruit. La diagnose s'appliquant à la plante en fleurs, comme nous n'avons trouvé aucun échantillon de Thouars de cette plante dans l'herbier de Paris, il nous faut prendre comme type de l'espèce le dessin de la plante en fleurs de la planche 49 de l'ouvrage de Thouars. Ce dessin représente un *Jumellea* et Schlechter, *in* Beih. Bot. Centralbl. 33 (2) : 430 (1915), fit le binôme *Jumellea triquetra* (Thouars) Schltr. qui est le nom correct de cette plante.

Ceci avait d'ailleurs été parfaitement établi par Summerhayes *in* Kew Bull. 6 : 472 (1951).

Mais que représente la plante en fruit de la planche de Thouars ? Jacob de Cordemoy, Flore de La Réunion : 201 (1895), retient le nom *Angraecum triquetrum* Thouars, mais ne donne aucune description. On trouve dans son herbier (MARS) des échantillons nommés *A. triquetrum* qui correspondent bien à la plante en fruit de la planche de Thouars, et il existe bien à La Réunion un *Angraecum* ayant un port caractéristique, que l'on voit souvent en fruit et qui est très vraisemblablement ce que Thouars a représenté. C'est cette plante que botanistes et orchidophiles ont appelé *A. triquetrum* jusqu'à nos jours, ignorant la publication de Summerhayes. L. A. Garay in Systematics of the genus *Angraecum (Orchidaceae)*, Kew

Bull. 28 (3) : 499 (1973), suivi par K. SENGHAS *in* SCHLECHTER, die Orchideen, 3 Auf., Bd. 1 : 995 (1986), choisit même ce nom pour désigner le lectotype de la section *Perrierangraecum* Schltr.

L'épithète « *triquetrum* » ne pouvant s'appliquer à cet *Angraecum*, nous avons recherché si un autre nom lui avait été donné, mais nous n'en avons trouvé aucun. Une autre espèce de La Réunion, *Angraecum liliodorum* Frappier ex Cordemoy est assez proche mais se distingue par son fruit à pédicelle court et ses gaines florales finement verruqueuses sur le sec et par d'autres caractères. A Madagascar, où la section *Perrierangraecum* a des représentants, aucune espèce ne paraît être semblable. Il est donc nécessaire de nommer cette plante.

Angraecum borbonicum Bosser, *sp. nov.* — Fig. 1.

Herba epiphytica, glabra ; caules 2-5 cm longae, cum (3-) 4-8 foliis erectis ; foliorum limbus oblongus vel anguste oblongus, 2-12 × 0,7-1,5 cm, coriaceus, rigidus, apice bilobus, basin versus lateraliter compressus ; vaginae foliorum distichae, 0,8-1,5 cm longae, transverse rugulosae ; inflorescentia uniflora, pedunculis 7-8 mm longis cum 2-3 vaginis ovalibus, obtusis, levibus, pedunculum tegentibus ; bractea floralis vaginis similis ; flos albus, ad anthesin paullum apertus, sepalis anguste ovalibus, 2-2,3 × 0,5-0,6 cm, acuminatis vel subacuminatis ; labellum late ovale, 2-2,3 × 1,5-2 cm, apice acuminatum ; calcar filiforme, 6,5-7,5 cm longum ; columna carnea, 1,5-2 mm lata, auriculis truncatis ; anthera facie dorsali gibbosa, facie antica emarginata, ad 2 mm alta ; fructus obovoideus, 4-5 cm longus, 1,5-2 cm in diametro, triqueter, basin versus contractus et longe stipitatus.

TYPE : *Bosser 20805*, Le Tremblet, sentier du volcan, alt. 600-700 m, La Réunion, décembre 1971 (holo-, P !).

Herbe épiphyte, à tige courte. Racines nombreuses, à la base de la plante, gris argenté, de 2-3 mm de diamètre. Gaines foliaires persistant un certain temps, puis caduques, comprimées latéralement et carénées sur le dos, ridées transversalement sur le sec ; limbe obliquement dressé, très rigide, coriace, à 2 lobes arrondis, inégaux, au sommet, rétréci et comprimé latéralement à la base sur 1-1,5 cm ; nervure médiane déprimée sur la face supérieure, proéminente dessous. Inflorescences uniflores, perçant la base de la gaine foliaire ; 2 inflorescences pouvant se développer successivement, à un an d'intervalle, sur un même rameau court. Pédoncules robustes et courts, entièrement recouverts par 2-3 gaines imbriquées (sect. *Perrierangraecum*) ; gaines ovales, concaves, obtuses ou parfois échancrées au sommet, carénées sur le dos, lisses et piquetées de petites glandes.

Fleur à périanthe blanc, charnu, s'ouvrant rarement. Colonne courte, charnue, à auricules tronquées. Anthère très gibbeuse sur le dos, échancrée en avant, semblant rester fixée sur le sommet de la colonne. Pollinaire non vu. Pollinies ovoïdes, longues de 1,2 mm.

Fruit persistant longtemps sur la plante, obovoïde, arrondi au sommet, triquètre et à 3 côtes intermédiaires aplaties, rétréci longuement à la base en un stipe long de 1-1,5 cm ; trois zones d'élatères brun foncé présentes entre les placentas.

Espèce de la forêt humide de moyenne à haute altitudes et des fourrés à *Philippia* (500-1500 m). Encore assez fréquente par endroits. Facile à reconnaître à ses feuilles raides, dressées et à ses gros fruits persistants. En fleurs de novembre à février (surtout janvier). En général, les fleurs ne s'ouvrent pas (ou ne restent ouvertes que très peu de temps), car la colonne présente

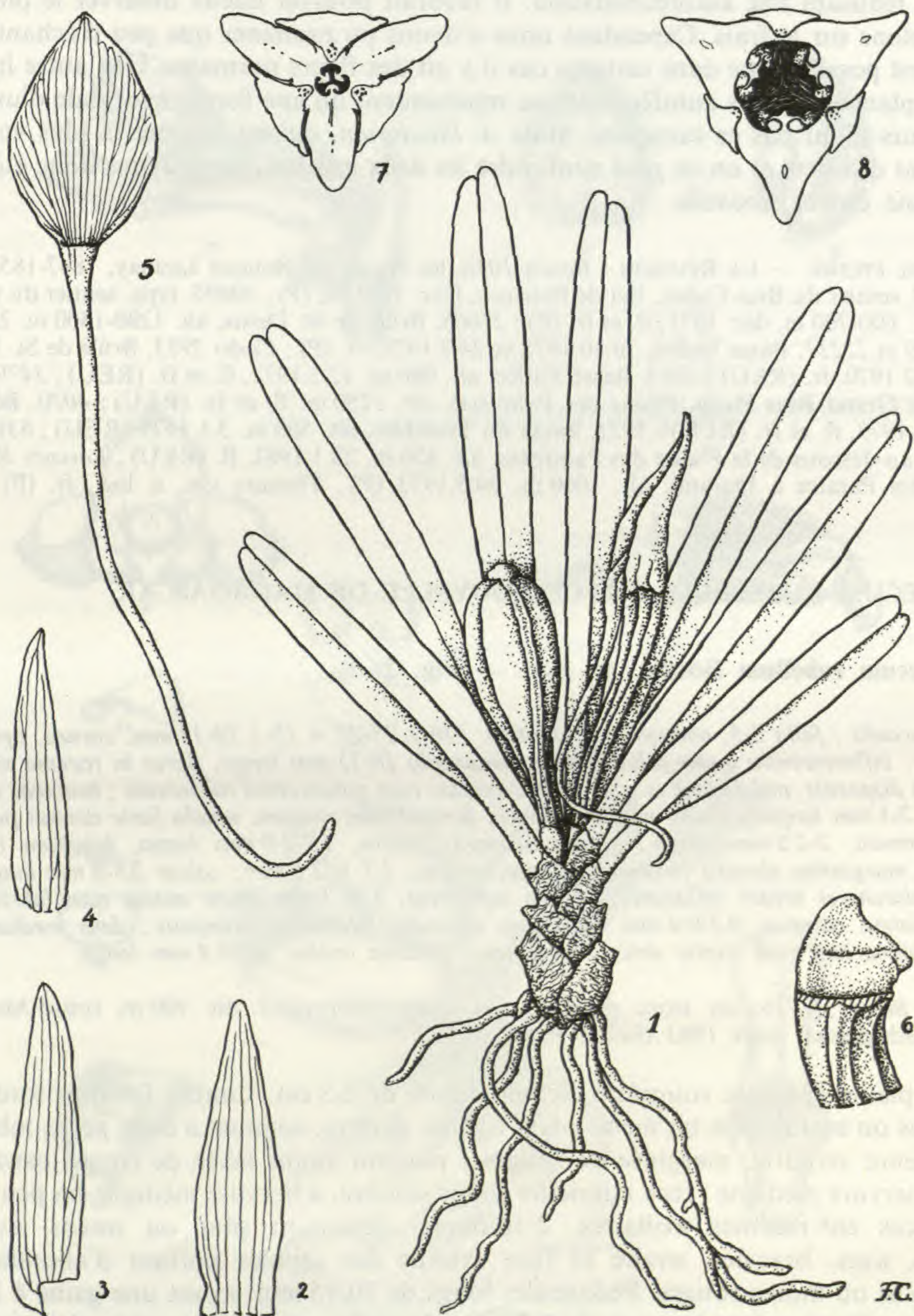


FIG. 1. — **Angraecum borbonicum : 1,** plante avec bouton et fruit × 2/3 ; **2,** sépale médian × 2 ; **3,** sépale latéral × 2 ; **4,** pétale × 2 ; **5,** labelle × 4/3 ; **6,** sommet de l'ovaire et colonne coiffée de l'anthère × 5 ; **7,** coupe transversale d'un ovaire jeune × 10 ; **8,** coupe transversale d'un ovaire fécondé × 3. (1-7, *Bosser 21008* (2-7 en alcool) ; 8, *Bosser s.n.* (en alcool) ; P).

une structure anormale, le rostelle semblant se gélifier et les pollinies tombant précocement sur le stigmate, réalisant une autofécondation. Il faudrait pouvoir mieux observer le phénomène sur des boutons sur le frais. Cependant nous n'avons pu examiner que peu d'échantillons en fleurs et il est possible que dans certains cas il y ait des fleurs normales. Une autre hypothèse est que ces plantes à fleurs autofécondes ne représentent qu'une forme anormale d'une espèce dont les fleurs n'ont pas ce caractère. Mais *A. liliodorum*, qui est l'espèce la plus voisine, est suffisamment distincte et on ne peut confondre les deux espèces. Nous avons donc été conduit à décrire une espèce nouvelle.

MATÉRIEL ÉTUDIÉ. — LA RÉUNION : *Boivin 1048*, les Hauts du Boucan Launay, 1847-1852, fr. (P) ; *Bosser 20599*, sentier du Bras Cabot, Ilet de Patience, févr. 1971, fl. (P) ; *20805*, type, sentier du volcan, Le Tremblet, alt. 600-700 m, déc. 1971, fl. et fr. (P) ; *21008*, Brûlé de St. Denis, alt. 1200-1300 m, 25.12.1971, fr. (P) ; *21309* et *22217*, Basse Vallée, 20.10.1972 et 24.5.1978, fr. (P) ; *Cadet 2953*, Brûlé de St. Denis, alt. 1000 m, 10.12.1970, fr. (REU) ; *3441*, Basse Vallée, alt. 900 m, 12.1.1972, fl. et fr. (REU) ; *3479*, berge de la Ravine du Grand Bras Piton, Plaine des Palmistes, alt. 1250 m, fl. et fr. (REU) ; *4070*, Bébour, alt. 1300 m, 31.1.1973, fl. et fr. (REU) ; *5921*, hauts du Tremblet, alt. 500 m, 3.1.1979 (REU) ; *6398*, fourrés hygrophiles, au-dessous de la Plaine des Palmistes, alt. 850 m, 28.1.1982, fl. (REU) ; *Lorence R 4*, sentier du Morne des Patates à Durand, alt. 1000 m, 24.3.1973 (P) ; *Thouars s.n.*, s. loc., fr. (P).

2. ANGRAECUM RUBELLUM, ESPÈCE NOUVELLE DE MADAGASCAR.

Angraecum rubellum Bosser, *sp. nov.* — Fig. 2.

Herba acaulis ; folia 3-5, obovalis vel elliptica, (10-) 15-22 × (5-) 10-13 mm, carnea, apice biloba, subtus rubra ; inflorescentia quam folia longior, pedunculo 10-15 mm longo, flores in racemo simplici 10-17 mm longis dispositis, pedunculus et axis inflorescentiae cum pubescentia rubescente ; bracteae deltoideae, acuminatae, 2-3 mm longae ; flores non resupinati ; perianthium roseum, sepala facie dorsali pubescentia, ovalia, acuminata, 2-2,5 mm longa ; petala oblonga, glabra, 1,7-1,8 mm longa, labellum late ovale, acuminatum, marginibus elevatis columnam amplectentibus, 2,5 × 2,5 mm ; calcar 2,5-3 mm longum, apice versus rotundatum et leviter inflatum ; anthera subcubica, 1 × 1 mm, facie antica cum labrio truncato munita ; columna carnosa, 0,3-0,4 mm alta, cum auriculis lateralibus truncatis ; dens mediana rostelli praesens ; pollinarium cum stipite unico trapezoideo, pollinia ovalia, ad 0,4 mm longa.

TYPE : *Bosser 17716*, sur tronc de *Pandanus*, forêt ombrophile, alt. 900 m, route Moramanga-Anosibe, Madagascar, mars 1963 (holo-, P !).

Petite plante épiphyte rougeâtre, acaule, haute de 2-3 cm. Limbes foliaires tordus sur la gaine et plus ou moins dans un même plan, rigides, glabres, sommet à deux petits lobes aigus ; face supérieure verdâtre, marginée de rouge et plus ou moins lavée de rouge, canaliculée le long de la nervure médiane ; face inférieure rouge sombre, à nervure médiane un peu saillante. Inflorescences en racèmes axillaires, 2-10-flores, dépassant plus ou moins les feuilles. Pédoncules, axes, bractées, ovaire et face externe des sépales portant d'abondants poils papilleux plus ou moins rouges. Pédoncules longs de 10-15 mm, ayant une gaine à la base et une vers le milieu ; gaines longues de 2-3 mm, deltoïdes, aiguës. Bractées plus courtes que l'ovaire et portant quelques poils surtout vers les marges. Rachis en zig-zag. Fleurs à périanthe charnu, non résupinées. Sépales et pétales obliquement dirigés vers l'avant ; sépale médian 3-nervé, ovale, aigu ; sépales latéraux semblables au sépale médian, mais un peu dissymétriques ;

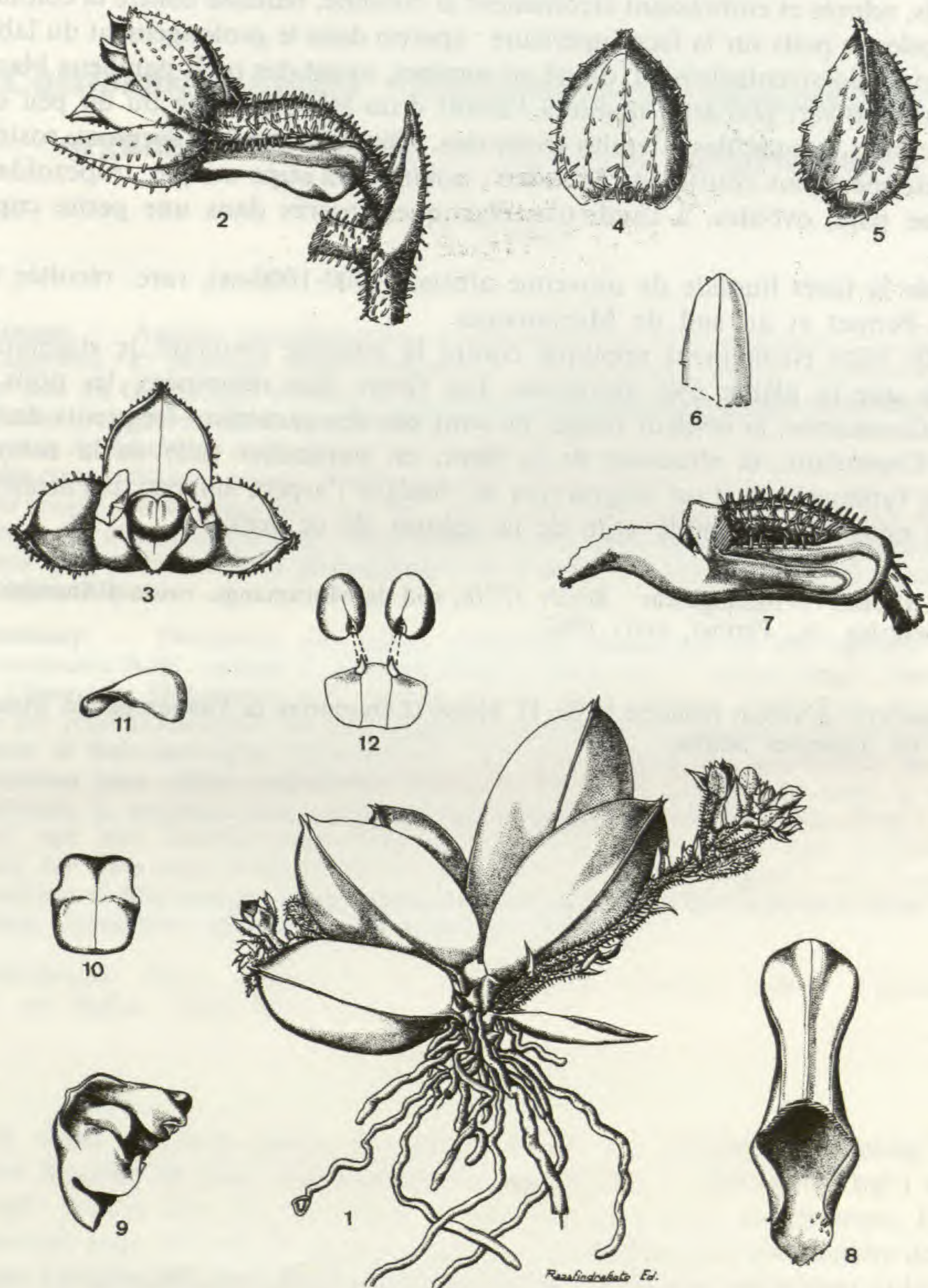


FIG. 2. — **Angraecum rubellum : 1,** plante fleurie × 4/3 ; **2,** fleur, profil, et sa bractée × 8 ; **3,** fleur vue de face × 8 ; **4,** sépale médian × 10 ; **5,** sépale latéral × 10 ; **6,** pétale × 10 ; **7,** labelle, éperon et ovaire, profil × 8 ; **8,** labelle et éperon vus du dessus × 8 ; **9,** colonne vue du dessus × 10 ; **10,** anthère vue du dessus × 10 ; **11,** anthère, profil × 10 ; **12,** pollinaire × 15. (1-12, *Bosser 17716*, P).

pétales blanchâtres ou un peu teintés de rose, uninervés, plus petits que les sépales, glabres ou portant quelques poils vers le sommet, celui-ci arrondi ou subaigu ; labelle aigu au sommet, à bords arrondis, relevés et embrassant étroitement la colonne, redressé contre la colonne, glabre ou portant quelques poils sur la face supérieure ; éperon dans le prolongement du labelle, rosé, un peu comprimé dorsiventralement, dilaté au sommet, ayant des poils papilleux blanchâtres à l'intérieur ; anthère vert jaunâtre, munie à l'avant d'un labre tronqué ou un peu émarginé ; colonne très courte, à auricules latérales tronquées, membraneuses au sommet, rostelle à dent médiane développée, plus courte que les lobes ; pollinaire à stipe unique, trapézoïdal, hyalin ; pollinies jaune pâle, ovoïdes, à caudicules élastiques insérés dans une petite cupule.

Espèce de la forêt humide de moyenne altitude (900-1000 m), rare, récoltée seulement deux fois, à Périnet et au sud de Moramanga.

Le labelle reste étroitement appliqué contre la colonne couvrant le stigmate et il est vraisemblable que la plante soit autogame. Les fleurs non résupinées, les poils papilleux couvrant l'inflorescence, la couleur rouge, ne sont pas des caractères fréquents dans le genre *Angraecum*. Cependant, la structure de la fleur, en particulier celle de la colonne et du pollinaire est typiquement d'un *Angraecum* et, malgré l'aspect un peu particulier de cette plante, il ne nous a pas semblé utile de la séparer de ce genre.

MATÉRIEL ÉTUDIÉ. — Madagascar : *Bosser 17716*, sud de Moramanga, route d'Anosibe, mars 1963 (type) ; *Y. Thérézien s.n.*, Périnet, mars 1962.

REMERCIEMENTS : L'auteur remercie le Dr. H. HEINE (Laboratoire de Phanérogamie, Muséum, Paris) qui a traduit les diagnoses latines.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4ᵉ sér., **10**, 1988,
section B, *Adansonia*, nº 1 : 25-45

Cassipourea Aublet *(Rhizophoraceae-Macarisieae)* : organisation florale et divisions subgénériques

J.-J. Floret

Résumé. — Analyse complémentaire et discussion sur deux espèces de *Cassipourea* du Sud-Cameroun : *C. dinklagei* (Engl.) Alston et *C. zenkeri* (Engl.) Alston. Description de *C. pumila, sp. nov.* du Gabon. Les récoltes et les études des 60 dernières années confirment la valeur des quatre sous-genres établis par Alston et précisent leurs délimitations. Mais aucun d'eux n'a permis de classer ces trois espèces dont l'appartenance au genre n'est pas à contester. Il a donc fallu créer trois sous-genres : *Dinklageoweihea* (Engl.) Floret, *comb. nov., stat. nov., Zenkeroweihea* (Engl.) Floret, *comb. nov., stat. nov.* et *Pumiloweihea* Floret, *subg. nov.* Cette étude qui donne lieu à des comparaisons avec l'organisation florale des autres genres de *Macarisieae*, propose pour cette tribu un arbre phylogénique où le genre *Cassipourea* apparaît comme un groupe polyphylétique.

Summary. — Discussion and newly completed description of two species of the genus *Cassipourea* Aubl., namely *C. dinklagei* (Engl.) Alston and *C. zenkeri* (Engl.) Alston, both from S. Cameroon. Description of *C. pumila, sp. nov.* from Gaboon. Collections and studies of the 60 last years corroborate the four subgenera established by Alston (1925) and go further into detail of their taxonomic delimitations : still none of them can accomodate the three species discussed here, which indoubtedly belong to the genus *Cassipourea* itself. It thus becomes necessary to establish three complementary subgenera : *Dinklageoweihea* (Engl.) Floret, *comb. nov., stat. nov., Zenkeroweihea* (Engl.) Floret, *comb. nov., stat. nov.* and *Pumiloweihea* Floret, *subg. nov.* This study compares the floral features of the seven subgenera with those of the other members of *Macarisieae*. A phylogenic tree is proposed for this Tribe as a whole in which, the genus *Cassipourea* appears as a polyphyletic group.

Jean-Jacques Floret, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 Paris, France.

L'étude d'une nouvelle espèce du Gabon décrite ici, *Cassipourea pumila*, a nécessité l'observation détaillée de deux représentants du Cameroun, *C. dinklagei* (Engl.) Alston et *C. zenkeri* (Engl.) Alston dont les anciennes descriptions s'avéraient insuffisantes. Les observations ont montré pour chacune de ces trois espèces une combinaison particulière des caractères floraux, dont l'originalité conduit au paradoxe suivant : chacune appartient indubitablement au genre *Cassipourea* mais aucune ne saurait, sinon artificiellement, être classée dans l'un des quatre sous-genres acceptés depuis la révision d'Alston (1925). La valeur de ceux-ci paraissait contestable : elle fait l'objet d'une mise au point qui tient compte des matériaux et des travaux postérieurs à cette révision et occupe la première partie de cette étude ; elle permet de comprendre le traitement proposé pour chacune des trois espèces dans la seconde partie.

A. LES SOUS-GENRES : MISE AU POINT

Dans sa révision du genre *Cassipourea*, ALSTON a établi quatre sous-genres dans lesquels il a classé les 62 espèces qu'il reconnaissait :

— subg. *Cassipourea* : 13 espèces (Neotrop. : 9 ; Afrique : 4).
— subg. *Dactylopetalum* (Benth.) Alston : 14 espèces (Afrique 10 ; Mascareignes : 4).
— subg. *Lasiosepalum* Alston : 3 espèces (Afrique : 3).
— subg. *Weihea* (Spreng.) Alston : 32 espèces (Afrique : 26 ; Mascareignes : 5 ; Ceylan : 1).

ALSTON n'a pas laissé de définitions explicitement séparées de ses sous-genres ; on peut les reconstituer à partir de son préambule, de sa clé subgénérico-spécifique et de ses descriptions d'espèces ; on perçoit alors que l'insuffisance du matériel dont il disposait, ainsi qu'un certain manque de précision dans les descriptions des caractères et de leur variation ne lui ont pas permis de discerner tous les éléments de diagnose susceptibles d'illustrer ses conceptions taxonomiques. L'exposé qui suit reprend l'analyse détaillée des caractères de l'inflorescence, des pédicelles et surtout de la fleur et apporte sur leur variation, des corrections, des précisions et quelques données nouvelles.

1. LES INFLORESCENCES.

ALSTON, non plus qu'ENGLER, n'a décrit d'inflorescence dans le genre *Cassipourea.* TULASNE (1856) avait pourtant mentionné des cymes chez quelques espèces malgaches (actuellement dans le subg. *Weihea*) ; j'ai décrit des cymes bipares chez deux représentants africains du même sous-genre : bien que réduites, celles-ci montrent avec netteté plusieurs ordres de ramification. Cependant, chez la majorité des *Weihea*, comme chez tous les autres sous-genres, l'inflorescence est réduite à un glomérule porté par un épaississement axillaire souvent insignifiant. Toutefois, chez quelques *Dactylopetalum* [1], on peut voir des intumescences plus développées ou même des nodoïdes multiflores volumineux, tels ceux de *C. (D.) barteri* (Benth.) Alston. Tous les autres genres de la tribu des *Macarisieae* ont des cymes bien développées. Les inflorescences réduites ou condensées, ainsi que les glomérules, observés dans le genre *Cassipourea*, doivent être regardés comme des états dérivés d'une cyme développée (état primitif).

2. LES PÉDICELLES.

ALSTON a inclus dans son appréciation de la longueur du pédicelle la base stipitée du réceptacle ; selon lui, ceux des subg. *Lasiosepalum* et *Weihea* sont articulés au sommet, alors que ceux des subg. *Cassipourea* et *Dactylopetalum* le sont au milieu : même en adoptant sa conception du pédicelle, on peut observer l'inverse chez quelques *Cassipourea* et chez plusieurs

1. *Exclud. C. dinklagei* et *C. zenkeri.*

Weihea. Par contre, si on compare la longueur du pédicelle P (base stipitée exclue) avec la hauteur de la fleur fermée F (base stipitée inclue), on obtient les résultats suivants :

— subg. *Cassipourea* : P/F < 1, mais une espèce américaine *C. floribunda* Cuatrec. a 0,8 < P/F < 2,2.
— subg. *Lasiosepalum* : chez l'espèce la plus répandue *C. sericea*, P/F est compris entre 1,3 et 2,4, mais chez les 7 autres représentants, P/F est toujours supérieur à 2 et peut dépasser 6.
— subg. *Weihea* : P/F peut atteindre 1,2 chez *C. leptoneura* Floret, mais il est le plus souvent inférieur à 1.
— subg. *Dactylopetalum*[1] : P/F ne dépasse pratiquement jamais 0,6.

Dans la pratique, les pédicelles ne permettent donc de distinguer de manière certaine que le seul sous-genre *Lasiosepalum*, puisque le seul *Cassipourea* typique à fleur longipédicellée est américain. La pauvreté du matériel et une conception imprécise du pédicelle ont privé ALSTON du caractère le plus évident, sinon le meilleur, pour distinguer le seul des sous-genres qu'il ait créé *de novo* (abstraction faite de *C. zenkeri*, cf. seconde partie).

3. LE CALICE.

ALSTON accordait la priorité à trois caractères du calice : sa forme, son indentation et la présence-absence d'un indument épais et soyeux couvrant toute sa face interne. Ce dernier conserve encore actuellement toute sa valeur : cet indument est présent chez tous les *Cassipourea* typiques et tous les *Lasiosepalum* sans exception, alors qu'il est rigoureusement absent chez tous les représentants des *Dactylopetalum* et des *Weihea*. Par contre, la forme et l'indentation appellent quelques remarques :

— subg. *Lasiosepalum* et *Weihea* : Après l'anthèse, le calice est étalé en étoile car ses dents sont au moins 2 fois plus hautes que le tube ; celles des *Weihea*, plus souples, se renversent le plus souvent en direction du pédicelle.

— subg. *Cassipourea* : Les dents sensiblement égales au tube s'écartent après l'anthèse mais le calice demeure campanuliforme chez toutes les espèces, excepté *C. (C.) floribunda* où son indentation et sa forme sont comparables à celles des *Lasiosepalum* ; les autres cycles sont ceux du sous-genre-type et il s'agit probablement d'un cas de convergence affectant le calice et le pédicelle.

— subg. *Dactylopetalum (exclud. C. dinklagei* et *C. zenkeri)* : Les dents 2 à 3 fois plus courtes que le tube, demeurent dressées après l'anthèse et le calice toujours campanuliforme est le plus souvent cylindrique ; sur les vieilles fleurs, le gonflement de l'ovaire provoque une déchirure au fond des sinus interdentaires qui accroit secondairement l'indentation jusqu'à la mi-hauteur du calice.

On peut résumer les possibilités offertes par le calice pour distinguer les sous-genres par la clé suivante :

1. Présence d'un indument interne épais et soyeux.
   2. Dents égales au tube, calice campanuliforme .... subg. *Cassipourea*
   2'. Dents 2 fois plus longues que le tube, calice étalé en étoile .... subg. *Lasiosepalum*

1. *Exclud. C. zenkeri.*

1'. Absence d'un tel indument.

3. Dents 2 à 3 fois plus courtes que le tube, calice campanuliforme . subg. *Dactylopetalum*[1]

3'. Dents 2 à 3 fois plus longues que le tube, calice étalé en étoile .... subg. *Weihea*

REMARQUE : Cette clé convient au classement de toutes les espèces actuellement connues sauf quatre : *C. (C.) floribunda* (cf. plus haut) et les trois espèces étudiées dans la seconde partie.

4. LES PÉTALES.

Toutes les espèces du genre ont un pétale constitué de deux parties : l'onglet et les appendices. Le matériel actuellement disponible permet d'en observer avec une précision accrue les états de caractères non ou mal utilisés par ALSTON et d'en percevoir davantage l'intérêt au niveau subgénérique. Ce qui suit est le condensé de mes propres observations.

— subg. *Cassipourea* : Il existe une forte atténuation entre la partie distale de l'onglet qui, nettement élargie, porte les appendices, et la base indivise étroite et sublinéaire, souvent plus longue ; l'onglet, ainsi nettement atténué en son milieu, est le seul qui mérite vraiment le terme « *spathulata*» qu'ALSTON utilise aussi pour celui de certains *Dactylopetalum* légèrement élargi à l'extrémité. Il paraît le plus souvent glabre sur ses deux faces. Les appendices, toujours plus de 20, qui occupent toute la marge de la partie distale, ont donc une insertion à la fois apicale et latérale ; ils sont très pubescents sauf chez *C. subcordata* Britt. ; ALSTON a bien décrit sur cette espèce des pétales fimbriés alors que sur toutes celles dont il a pu voir le pétale il a vu des pétales laciniés ; pour ma part, j'ai vu des fimbrilles chez toutes les espèces que j'ai observées.

— subg. *Lasiosepalum* : L'onglet, toujours et parfois fortement pubescent sur sa face dorsale, obovale ou oblancéolé, ne montre aucune atténuation entre la partie distale qui porte les appendices et la base indivise toujours nettement plus courte. Les appendices, toujours plus de 22, sont de larges lanières translucides munies d'une fine nervure médiane qui leur donne un aspect foliacé très caractéristique ; les plus apicales sont plus longues que l'onglet et les latérales décroissent en direction de la base ; les plus inférieures sont très courtes et filiformes ; quelques poils très fins sont parfois visibles sur ces appendices qui le plus souvent paraissent glabres. Leur foliarisation spectaculaire constitue actuellement le meilleur caractère du seul sous-genre créé *de novo* par ALSTON qui ne l'a pas utilisé pour trois raisons : comme ENGLER, il n'a pas vu le pétale de *C. (L.) sericea* (Engl.) Alston dont il n'a pu voir que le type (toutefois l'isotype de Paris en possède) ; il a bien décrit celui de *C. (L.) schizocalyx* Wright (« *laciniata* » mais sans autre précision) ; quant à *C. (L.) kamerunensis* (Engl.) Alston, il a repris le terme « *multifimbriata* » du protologue qui est manifestement erroné puisque les pétales présents sur les spécimens cités (*Zenker 3059* et *3118*) possèdent de larges lanières uninervées.

— subg. *Dactylopetalum*[1] : L'onglet étroit sublinéaire à obdeltoïde porte des fimbrilles très fines en position strictement apicales. Le pétale est entièrement glabre et le nombre des fimbrilles est plus souvent inférieur à 12.

1. *Exclud. C. dinklagei* et *C. zenkeri.*

— subg. *Weihea* : Certaines espèces ont des pétales étroits et paucifimbriés comparables à ceux des *Dactylopetalum* alors que d'autres ont des pétales plus larges à onglet oblancéolé qui porte des appendices plus nombreux (15 à 18) insérés en position apicale et sublatérale (jusqu'au tiers supérieur de l'onglet). Leur aspect paraît toujours filiforme au faible grossissement même chez les espèces où un grossissement plus fort les montre parfois nettement aplatis : ces lanières ne sont en rien comparables à celles des *Lasiosepalum* et le terme « *laciniata* » employé seul dans les deux cas ne peut traduire la différence.

5. L'ANDROCÉE.

Dans le genre *Cassipourea sensu* ALSTON, l'androcée présente deux modes bien distincts : l'un est caractérisé par un nombre d'étamines égal à celui des pièces du périanthe dont une moitié alterne avec les sépales et l'autre avec les pétales ; l'autre comprend un nombre d'étamines égal ou supérieur à trois fois celui des sépales apparemment disposées en un seul cycle, sans alternance définie avec les pièces du périanthe. L'un et l'autre modes sont accompagnés de variations de la base de l'androcée qui semblent importantes pour la systématique du genre.

— subg. *Dactylopetalum (exclud. C. dinklagei* et *C. zenkeri)* : Les étamines, le plus souvent très exsertes, sont toujours exactement 2 fois plus nombreuses que les dents du calice quel que soit le nombre souvent variable de celles-ci. ALSTON avait compté environ 3 étamines pour 1 sépale chez *C. (D.) nodosa* Alston et *C. (D.) paradoxa* Alston mais LEWIS, qui a réexaminé leurs types, a montré qu'il s'agissait d'une erreur. Tous les représentants sont donc diplostémones et leurs anthères sont oblongues et glabres. La diplostémonie s'accompagne d'une structure particulière de la base de l'androcée : un anneau continu formé par la base des filets qui alternent régulièrement avec un intervalle plus ou moins nettement lobé et un peu charnu devenant rectiligne et mince avec l'âge de la fleur. Dans les boutons ou les jeunes fleurs, les filets oppositisépales émergent de l'anneau en position externe alors que les filets oppositipétales émergent sensiblement entre les lobes ou en position légèrement interne. Il y a donc 2 cycles d'étamines : un cycle externe opposé aux sépales et un cycle interne opposé aux pétales. Dans l'hypothèse où les lobes correspondent à un cycle staminal, chacun d'eux équivaudrait à un demi staminode. Par rapport aux 2 cycles d'étamines, ce cycle de staminodes est soit interne, soit intermédiaire et peut être opposé aux sépales ou aux pétales. S'il est interne, l'hypothèse la plus simple est celle d'un androcée tricyclique :

A1 = étamines opposées aux sépales
A2 = étamines opposées aux pétales
A3 = staminodes bilobés opposés aux sépales.

S'il est intermédiaire, l'androcée serait alors tétracyclique avec deux possibilités :

— soit A1 = étamines opposées aux sépales
A2 = staminodes bilobés opposés aux pétales
A3 = disparu
A4 = étamines opposées aux pétales ;

— soit A1 = étamines opposées aux sépales
A2 = disparu
A3 = staminodes bilobés opposés aux sépales
A4 = étamines opposées aux pétales.

De ces trois hypothèses, la première est la plus simple sinon la plus plausible. Leur intérêt est surtout d'être des cibles proposées à la critique des études anatomiques et ontogénétiques qu'elles pourraient éventuellement susciter. Quatre genres de la tribu des *Macarisieae* ont un androcée dont la structure est manifestement comparable à celle des *Dactylopetalum* : *Blepharistemma* Wall. ex Benth. de l'Inde, *Comiphyton* Floret d'Afrique équatoriale, *Macarisia* Thou. de Madagascar et *Anopyxis* Pierre ex Engl. d'Afrique occidentale et équatoriale ont un androcée diplostémone dont les étamines alternent régulièrement avec des éléments intermédiaires soudés aux filets. Par contre ces éléments sont absents dans le genre Sud-américain *Sterigmapetalum* Kuhlm. : l'androcée que j'ai observé sur le type de *S. obovatum* Kuhlm. (♀ dioïque) présentait 2 cycles d'étamines réduites formées de deux thèques orbiculaires portées par un filet aplati très élargi vers la base ; les filets sont soudés entre eux sur plus de la moitié de leur hauteur ; la soudure marquée permet de distinguer avec netteté les filets du cycle externe plus étroits et plus longs, opposés aux sépales, de ceux du cycle interne plus larges et plus courts, opposés aux pétales. Cet androcée paraît dérivé de celui des *Dactylopetalum* et des autres genres, par disparition des lobes et soudure partielle des 2 cycles restants.

— subg. *Cassipourea* : Les étamines sont au moins 3 fois et le plus souvent 4 à 5 fois plus nombreuses que les sépales. Les anthères oblongues et glabres (une touffe de poils très courts au sommet du connectif chez quelques espèces) sont portées par des filets libres insérés en un seul cercle, à l'intérieur duquel se trouve une formation annulaire mince haute de 0,5 à 1 mm ; la face externe de cet anneau porte des cannelures qui correspondent à l'impression de la base des filets qui n'est jamais soudée ; sa marge supérieure faiblement ondulée à diversement découpée ne montre aucun élément en alternance régulière avec les filets. Selon JUNCOSA (comm. verb.), cet anneau n'est pas de nature staminale et procède d'une expansion du réceptacle.

— subg. *Lasiosepalum* : Dans la révision de ce groupe qui sera publiée très prochainement, je reconnais 8 espèces. Toutes ont des anthères oblongues munies de longs poils flexueux très fins dispersés sur toute la hauteur de leurs thèques. Après l'anthèse, le sommet des anthères ne dépasse pas celui des dents étalées du calice car les filets demeurent relativement courts. Toutes les espèces, sauf *C. (L.) le-testui* Pellegr., ont un nombre d'étamines au moins 4 fois (le plus souvent 5 à 7 fois) celui des sépales et la base de leurs filets partiellement soudée à la face externe d'un anneau, s'en sépare à tous les niveaux ; la marge libre de celui-ci peut être rectiligne *(C. (L.) kamerunensis)* ou le plus souvent munie de dents irrégulièrement disposées par rapport aux filets ; l'alternance dents-filets, parfois observée, se révèle toujours très partielle dans une même fleur et inconstante pour le même individu ; les étamines monstrueuses (anthères dissymétriques, doubles, uniques ou absentes) ne sont pas très rares. Il n'est donc pas exclu que le nombre élevé d'étamines résulte d'une multiplication secondaire. Le cas du *C. (L.) le-testui* est remarquable : alors que les pédicelles, le calice, les pétales, l'ovaire et même la pubescence des anthères sont typiques du sous-genre, l'androcée est strictement diplostémone et sa base, constituée par l'alternance régulière de filets et de lobes, est

comparable à celle des *Dactylopetalum* et des autres genres de *Macarisieae* (excepté *Sterigmapetalum*). L'hypothèse d'une convergence est, de toute évidence, très improbable : il ne peut s'agir ici que de la conservation ou de la réapparition d'un état de caractère proche de l'état ancestral. Par conséquent, l'androcée pléiostémone des *Lasiosepalum* (et des *Cassipourea* typiques) représente probablement des états dérivés par rapport à celui des autres groupes diplostémones (cf. subg. *Dactylopetalum*). Enfin, la soudure partielle de la base des filets à une formation annulaire interne donne à penser que les *Lasiosepalum* exclusivement africains pourraient provenir directement des *Cassipourea* typiques : l'hyperthélie de leur pédicelle et la foliarisation de leur pétale seraient les indices d'une surévolution ; ce rameau aurait concurrencé en Afrique sa lignée d'origine ; en son absence, celle-ci a mieux réussi dans le Nouveau Monde.

— subg. *Weihea* : Le nombre des étamines est égal ou supérieur à 3 fois celui des sépales et peut atteindre des valeurs plus élevées que chez *Lasiosepalum*. Les anthères sont oblongues et glabres et leur sommet ne dépasse généralement pas celui des dents étalées du calice après l'anthèse. Contrairement aux deux précédents, il n'existe pas d'anneau interne par rapport à l'androcée ; on n'observe qu'une soudure généralement faible des filets par leur base ; toutefois, chez quelques espèces, la base soudée des filets porte un faible bourrelet continu sur sa face interne qui peut être regardé comme un anneau interne régressé. Il est possible que l'androcée des *Weihea* dérive d'une forme proche de celle des *Lasiosepalum*.

6. Le pistil.

Le nombre de loges de l'ovaire permet de séparer les *Dactylopetalum* des autres sous-genres :

— *Cassipourea* : 3-4(-5) loges ;
— *Lasiosepalum* et *Weihea* : 3(-4) loges ;
— *Dactylopetalum (exclud. C. dinklagei)* : 2 loges.

Toutefois, Lewis, sur 11 fleurs du type de *C. (D.) nodosa* Alston, a compté 2 fleurs 3-carpellées et 9 fleurs 2-carpellées ; cette variation paraît indépendante de la mérie du périanthe car les deux premières avaient un calice 7-mère alors que les neuf autres avaient un calice 5-8-mère. La bicarpellie pratiquement constante des *Dactylopetalum (sens. str.)* confirme leur étroite affinité avec le genre *Comiphyton* et les éloigne sensiblement du genre *Blepharistemma*. A l'opposé, l'ovaire des *Cassipourea* typiques, dont le nombre de carpelles peut exceptionnellement égaler celui des pétales, les rapproche des genres *Macarisia, Anopyxis* et *Sterigmapetalum* chez lesquels l'isomérie calice-ovaire est constante. Ainsi, chez les *Macarisieae*, l'isomérie paraît correspondre à un état de caractère ancestral et l'anisomérie à divers états dérivés, dont le plus évolué est l'ovaire biloculaire.

Les autres caractères du pistil ne manifestent que des tendances plus ou moins nettes dans chacun des sous-genres et ne fournissent pas d'élément suffisamment constants pour les distinguer.

Conclusion : définitions et valeur actuelle des sous-genres d'ALSTON.

Au terme de cette mise au point, on peut définir chacun des sous-genres par une combinaison de caractères dont certains sont communs à plusieurs et d'autres particuliers à un seul d'entre eux.

subg. **Cassipourea** :

— fleurs en glomérules axillaires ;
— pédicelles plus courts que la fleur fermée (sauf *C. floribunda*) ;
— calice campanulé : dents égales au tube (sauf *C. floribunda*), face interne couverte d'un indument épais et soyeux ;
— pétale : onglet fortement spatulé et fimbrilles nombreuses (20) ;
— étamines ⩾ 3 pour 1 sépale, anthères oblongues à thèques glabres ;
— anneau intrastaminal non soudé à la base des filets ;
— ovaire à 3-4(-5) loges.

subg. **Lasiosepalum** Alston :

— fleurs en glomérules axillaires ;
— pédicelles au moins 2 fois plus longs que la fleur fermée ;
— calice étalé en étoile : dents 2-3 fois plus longues que le tube, face interne couverte d'un indument épais et soyeux ;
— pétale : onglet obovale, larges lanières (20) foliacées et uninervées ;
— étamines ⩾ 4 pour 1 sépale (sauf *C. le-testui*), anthères oblongues à thèques pubescentes ;
— anneau intrastaminal soudé à la base des filets ;
— ovaire à 3(-4) loges.

subg. **Weihea** (Spreng.) Alston :

— fleurs en glomérules axillaires ou en cymes réduites ;
— pédicelles jusqu'à 1,2 fois la longueur de la fleur fermée ;
— calice étalé en étoile : dents 2-3 fois plus longues que le tube, face interne sans indument épais et soyeux ;
— pétale : onglet étroitement linéaire et fimbrilles apicales (12 tout au plus) ou onglet oblancéolé et fimbrilles ou lanières filiformes apicales ou sublatérales (12-18) ;
— étamines ⩾ 3 pour 1 sépale, anthères oblongues à thèques glabres, filets plus ou moins soudés par leur base parfois avec un bourrelet interne continu ;
— ovaire à 3(-4) loges.

subg. **Dactylopetalum** (Benth.) Alston (*exclud. C. dinklagei* et *C. zenkeri*) :

— fleurs en glomérules axillaires souvent portés par des intumescences parfois volumineuses (nodoïdes) ;
— pédicelles plus courts que la fleur fermée ;
— calice campanulé : dents 3-4 fois plus courtes que le tube, face interne glabre ;
— pétale : onglet étroitement linéaire, fimbrilles (jusqu'à 12) toutes apicales ;
— étamines 2 pour 1 sépale, anthères oblongues à thèques glabres, filets alternant régulièrement avec un lobe intermédiaire soudé à leur base ;
— ovaire à 2 loges.

La description précise et actualisée des caractères et de leur variation confirme la valeur taxonomique des sous-genres d'ALSTON : une meilleure connaissance de leurs limites et de leur homogénéité porte à les considérer désormais comme des entités naturelles entre lesquelles se

répartissent pratiquement toutes les espèces connues. On a vu cependant deux espèces, *C. (C.) floribunda* et *C. (L.) le-testui*, s'écarter des standards de leurs sous-genres respectifs, l'une par le calice, l'autre par l'androcée, les autres parties de la fleur demeurant conformes aux combinaisons définies ci-dessus. Ces deux exceptions n'ont cependant pas la même importance : *C. (C.) floribunda* s'écarte des *Cassipourea* typiques par des caractères fluctuants qui n'affectent que les proportions d'organes existants tandis que *C. (L.) le-testui* diffère des autres *Lasiosepalum* par des caractères structuraux dont la réalisation procède de mécanismes morphogénétiques sans doute plus complexes. Le sous-genre *Weihea* a montré des variations de l'inflorescence, du pétale et de l'androcée qui ne paraissent pas compromettre son unité. Enfin, le sous-genre *Dactylopetalum* ne retrouve une homogénéité satisfaisante que si, contrairement à ALSTON, on exclut *C. dinklagei* et *C. zenkeri*, comme l'avait proposé LEWIS. Le cas de ces deux espèces sera traité dans la seconde partie.

B. TROIS ESPÈCES INCLASSABLES DANS LES SOUS-GENRES D'ALSTON

Seul *C. pumila*, espèce nouvelle, fera l'objet d'une description complète ; *C. dinklagei* et *C. zenkeri*, dont les anciennes descriptions sont succinctes, donneront lieu à des compléments et des remarques fondés sur mes observations.

Cassipourea dinklagei (Engl.) Alston. — Fig. 1.

Kew Bull. (1925) : 271, subg. *Dactylopetalum* ; PELLEGRIN, Not. syst. 14 (4) : 298 (1952) ; LEWIS, Kew Bull. (1955) : 159.
— *Dactylopetalum dinklagei* ENGL., Bot. Jahrb. 40 : 54 (1907).
— *Weihea dinklagei* (ENGL.) ENGL., Pflanzenw. Afr. 3 (2) : 672 (1921), sekt. 4 — *Dinklageoweihea* ENGL.

Les auteurs ont décrit cette espèce comme « *suffrutex humilis* » ; une récolte récente (*Bos 7164*) mentionne un arbuste pouvant atteindre une hauteur de 2,5 m. Les stipules, non pas lancéolées mais étroitement deltoïdes, montrent du côté interne une dizaine de cérocystes rangés le long de la base. Les feuilles ont une texture membraneuse (exceptionnelle dans le genre). Les nervures II, (6-7-)8-9(-10), fines et pubescentes, forment des boucles nettes suivies d'arceaux décroissants vers la marge ; le réseau des nervilles n'est visible que par transparence. L'inflorescence a été assimilée à un pédicelle par ALSTON ; c'est en fait une petite cyme (Fig. 4) le plus souvent masquée par une florule cryptogamique et les fleurs sont elles-mêmes rigoureusement sessiles : la base stipitée de leur réceptacle, longue de 0,5-1 mm, ne correspond pas aux « *pedicelli 1,5 mm longi apice articulati* » vus par cet auteur. La fleur, haute de 6-7 mm est campanuliforme ; le calice extérieurement pubescent, glabre à l'intérieur, est divisé en (4-)5-6 lobes triangulaires sensiblement égaux au tube : ce calice est donc « cassipouréen » par sa forme et son indentation et « weihéen » par sa pubescence. L'onglet du pétale, long de 5-6 mm, est oblancéolé comme celui de certains *Weihea* mais sa face externe est pubescente comme chez *Lasiosepalum* ; il porte sur la marge de sa moitié supérieure plus de 40 fimbrilles glabres en position apicale et latérale ; mes observations confirment celles d'ENGLER (« *multifimbriata* »)

et infirment celles d'ALSTON (« *apice laciniata* »). Par leur position, leur nombre et leur nature, ces appendices sont ceux d'un *Cassipourea*, alors que l'onglet est intermédiaire entre celui des *Weihea* et celui des *Lasiosepalum*.

L'androcée est diplostémone ; la base est semblable à celle des *Dactylopetalum* mais les filets demeurent courts après l'anthèse et portent des anthères orbiculaires (0,3 mm) dont les thèques sont munies de longs poils flexueux comme ceux des *Lasiosepalum* ; des anthères comparables se rencontrent chez *C. zenkeri* (voir plus loin) ; on trouve des anthères orbiculaires chez *Comiphyton* et certaines chez *Gynotrocheae* (mais elles sont dépourvues des longs poils flexueux et fins caractéristiques de *C. dinklagei*, *C. zenkeri* et de tous les *Lasiosepalum* sans exception).

L'ovaire subsphérique (2 mm de diamètre), couvert de longs poils dressés, est triloculaire. Son style, long de 4-5 mm, finement pubescent sur toute sa hauteur, se termine par un stigmate trilobé très légèrement élargi ; situé à peu près au même niveau que le sommet des lobes du calice, nettement au-dessus des anthères, son exsertion est de l'ordre de celle connue chez plusieurs *Cassipourea* typiques auxquels l'ensemble de ce pistil pourrait appartenir.

Le fruit, très sommairement décrit par les auteurs, est une capsule ellipsoïdale (7-9 × 4-5 mm) à 3 sillons peu marqués, munie de poils ascendants épars. Les loges sont séparées par des cloisons minces joignant les valves à une columelle triédrique épaisse. L'unique fruit observé (*Bos 7164*) contenait 3 graines atrophiées, chacune noyée dans un arillode normalement développé et 3 graines mûres longues de 5-6 mm dont le corps présente un raphé bien marqué du côté adaxial ; leur arillode, haut de 2 mm, est blanchâtre cuculé bilobé et irrégulièrement plissoté. Testa épais brun noirâtre. L'albumen, jaunâtre, 4 × 2 mm, plus léger que l'eau, libère à la déchirure des gouttelettes d'huile. Deux embryons ont pu être observés : l'un, 2 fois plus court que l'albumen, montre 2 cotylédons sans nervures et une radicule brusquement coudée à l'extrémité ; l'autre occupe tout le plan médian de l'albumen et l'extrémité de sa radicule tend à s'enrouler dans un plan perpendiculaire à l'axe de la graine (début de germination ?).

TYPE : *Dinklage 765*, Cameroun, Gross Batanga, fl., 5.10.1890 (holo-, B, *delet.* ; iso-, BM ex HBG, avec un dessin de von BREHMER ; photo-iso-, K, P).

MATÉRIEL ÉTUDIÉ (uniquement Camerounais) : *Bos 4936*, 6 km au Sud de Kribi, Bwambe, 2°53′ N-9°54′ E, fl., 26.6.1969, WAG ; *7164*, 2 km au Nord de la piste Kribi-Lolodorf, 3°01′ N-10°05′ E, fl., fr., 24.7.1970, WAG ; *Dinklage 765* (voir types) ; *Mildbraed 6012*, Fenda, 58 km à l'Est de Kribi, fl., 7.7.1910, HBG (vu ni par ENGLER ni par ALSTON).

Cette espèce, endémique du Sud-Cameroun, est sympatrique de *C. zenkeri* dont l'androcée est très semblable. La diplostémonie paraît justifier leur appartenance aux *Dactylopetalum* ; ALSTON ne pouvait mettre en avant cet argument étant donné ses erreurs de comptage des étamines de *C. (D.) nodosa* et *C. (D.) paradoxa* (cf. LEWIS). Cependant tous les autres cycles floraux et l'inflorescence l'opposent à tous les autres représentants de ce sous-genre. Elle ressemble aux *Cassipourea* typiques par la forme du calice, le pétale et le pistil mais elle s'en écarte par l'absence d'indument interne et surtout par l'androcée et l'inflorescence. Son classement dans les *Lasiosepalum* ou les *Weihea* serait encore plus arbitraire (le traitement d'ENGLER paraît aujourd'hui incompréhensible). Son appartenance au genre peut d'autant moins être contestée que sa fleur rassemble des états de caractères connus dans les 4 sous-genres



FIG. 1. — **Cassipourea dinklagei** (Engl.) Alston : **1,** rameau florifère × 1/2 ; **2,** feuille × 1/2 ; **3,** stipule × 8 ; **4,** inflorescence, bouton et fleur × 5 ; **5,** androcée et pistil de bouton floral × 10 ; **6,** anthère de bouton floral × 15 ; **7,** fleur adulte sans le calice × 5 ; **8,** pétale face int. × 7 ; **9,** anthère ouverte × 15 ; **10,** pistil de fleur adulte × 8 ; **11,** ovule × 20 ; **12,** fruit × 5 ; **13,** graine vue lat., **13′**, vue dors. × 5 ; **14,** albumen et embryon jeune × 6 ; **15,** embryon jeune isolé × 15 ; **16,** graine, coupe long. et embryon âgé × 5, **16′**, extrémité de sa radicule × 25. (1-3, 5, 6, 12-16, *Bos 7164* ; 4, 7-11, *Mildbraed 6012*).

qui le composent. La conservation de ceux-ci demeurant acquise, les règles de la nomenclature imposent la création d'un nouveau sous-genre pour cette espèce. ENGLER avait créé pour elle la section *Dinklageoweihea* sous le genre *Weihea* ; je lui donne le rang de sous-genre dans le genre *Cassipourea* :

Cassipourea subg. **Dinklageoweihea** (Engl.) Floret, *stat. et comb. nov.*

— *Weihea* sekt. 4 *Dinklageoweihea* ENGL., Pflanzenw. Afr. 3 (2) : 672 (1921).
— *Cassipourea.* subg. *Dactylopetalum* (BENTH.) ALSTON, Kew Bull. (1925) : 271, *pro parte quoad speciem Cassipouream dinklagei* (ENGL.) ALSTON.

SPECIES-TYPICA : *C. dinklagei* (Engl.) Alston ; Basion. : *Dactylopetalum dinklagei* Engl. ; typus : *Dinklage 765.*

DIAGNOSIS SUBGENERICA : *A* Cassipoureae Aublet *subgeneribus omnibus ceteris, hisdem characteribus conjunctis differt : calyx glaber ad medium lobatus, petala multifimbriata, androcoeum diplostemoneum, ovarium triloculare.*

Cassipourea zenkeri (Engl.) Alston. — Fig. 2.

Kew Bull. (1925) : 271, *sub* subg. *Dactylopetalum* (BENTH.) ALSTON ; PELLEGRIN, Not. Syst. 14 (4) : 298 (1952) ; LEWIS, Kew Bull. (1955) : 159.
— *Weihea zenkeri* ENGL., Bot. Jahrb. 54 : 365-366 (1917) ; Pflanzenw. Afr. 3 (2) : 612 (1921), *sub* sect. *Zenkeroweihea.*

Arbuste haut de 5 m (*Leeuwenberg 5028*). Stipules longues de 4-5 mm, ovées lancéolées arrondies au sommet, tôt caduques, 9-12 cérocystes sur la ligne basale de leur face interne. Pétioles, 6-11 mm, devenant glabres et parfois subérifiés. Limbe papyracé, 7-17 × 2,5-7,5 cm ; nervures II, 4-6, formant des boucles nettes suivies d'arceaux décroissants vers la marge.

Fleurs, 2-6 par aisselle, apparemment fasciculées, en fait portées par un axe très court masqué par les bractées et les bractéoles pubescentes dont la face interne glabre est munie de 2-3 cérocystes à chaque extrémité de la ligne basale. Pédicelles longs de 12-25 mm soit 2-4 fois la hauteur de la fleur fermée (cette espèce peut facilement être confondue avec un *Lasiosepalum* lors d'un examen superficiel). Réceptacle comprenant une base stipitée haute de 1 mm surmontée d'une partie cupuliforme haute de 0,5 mm. Calice 4-5-mère largement ouvert après l'anthèse, dents 2 fois plus longues que le tube ; leur forte concavité et leur nervure médiane bien marquée s'opposent à leur étalement complet. La face externe du calice porte des poils ascendants courts et épars ; la face interne est glabre à l'exception d'une étroite bande pubérulente sur la marge des dents et d'une rangée simple de longs poils formant une ligne continue à la limite du calice et du réceptacle. Très semblable à celui des *Weihea*, ce calice n'en diffère que par l'étalement incomplet de ses dents. Le pétale, entièrement glabre, comprend un onglet relativement court et large, 3,5 × 1 mm, vaguement oblancéolé et 9 lanières larges mais sans nervure un peu épaisses, insérées sur la marge du tiers distal de l'onglet. Un tel pétale est sans exemple dans le genre : le nombre des appendices évoque tout au plus celui des *Dactylopetalum* et leur largeur, celui des *Lasiosepalum*.

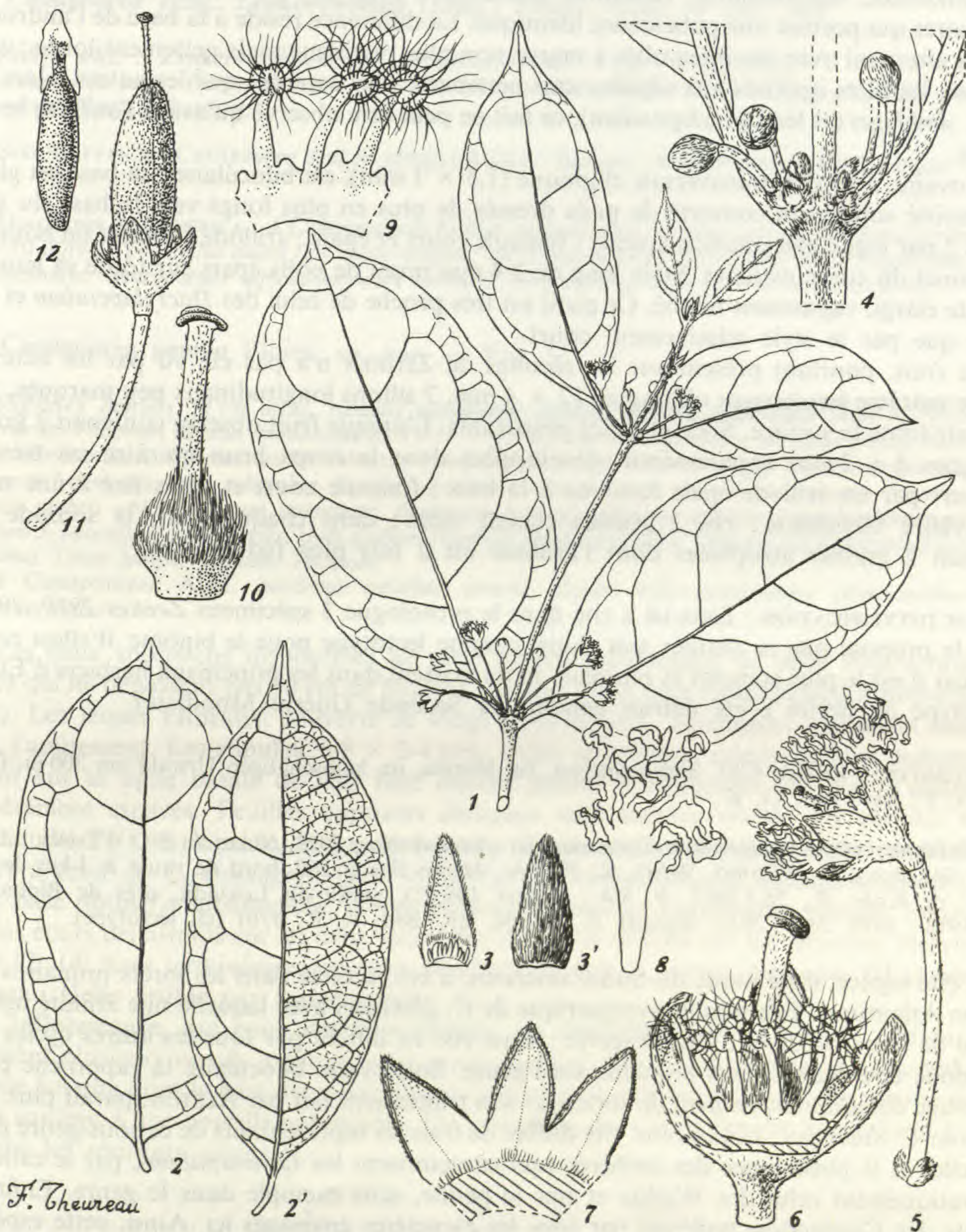


FIG. 2. — **Cassipourea zenkeri** (Engl.) Alston : **1,** rameau florifère × 2/3 ; **2, 2',** feuilles × 2/3 ; **3,** stipule face int., 3', face ext. × 4,5 ; **4,** inflorescences × 2,5 ; **5,** fleur et pédicelle × 4 ; **6,** fleur ouverte, vue lat. int. × 6,5 ; **7,** calice *p.p.* face int. × 6,5 ; **8,** pétale × 6,5 ; **9,** androcée *p.p.* vue ext. (étamine centrale oppositisépale) × 11,5 ; **10,** pistil × 8,5 ; **11,** fruit, calice et pédicelle × 2,4 ; **12,** graine × 3,5. (1, 2, 5-10, *Leeuwenberg 5028* ; 2', 3 et 3', *Zenker 4701* ; 11, 12, *Zenker 2912*).

L'androcée, diplostémone, ressemble beaucoup à celui de *C. dinklagei* par des anthères orbiculaires qui portent une pubescence identique. La différence réside à la base de l'androcée : les filets alternent avec des intervalles à marge non plus rectiligne mais nettement lobée ; après l'anthèse, les filets opposés aux sépales sont nettement plus externes que les autres, alors que chez *C. dinklagei* (et les *Dactylopetalum*), ce fait ne peut être observé qu'avant l'anthèse le plus souvent.

L'ovaire, à section transversale elliptique (1,5 × 1 mm), est biloculaire ; sa base est glabre et sa moitié supérieure couverte de poils dressés de plus en plus longs vers la base du style. Ovules 2 par loge ; placentation apicale ; funicule court et épais ; arillode formant un bourrelet au sommet du corps ovulaire. Style long de 3-4 mm muni de poils épars sur toute sa hauteur, stigmate élargi, vaguement bilobé. Ce pistil est très proche de celui des *Dactylopetalum* et n'en diffère que par le style relativement court.

Le fruit, pourtant présent sur les récoltes de ZENKER n'a pas été vu par les auteurs : capsule noirâtre étroitement oblongue, 12 × 4 mm, 2 sillons longitudinaux peu marqués, poils épars sur toute la surface. Style et calice persistants. L'unique fruit observé contenait 2 graines oblongues 8 × 2 mm apparemment développées dont le corps brun noirâtre est très peu recouvert par un arillode épais festonné à la base ; funicule court et épais fixé à une masse infrastylaire blanchâtre ; ces 2 graines étaient vides ; dans chaque fruit, la seconde loge contenait 2 graines atrophiées dont l'arillode est 2 fois plus réduit.

LECTOTYPIFICATION : ENGLER a cité dans le protologue 3 spécimens *Zenker 2879, 2912* et *4701*. Je propose que ce dernier soit choisi comme lectotype pour le binôme *Weihea zenkeri* Engl. car il est le plus complet et plusieurs parts existent dans les principaux herbiers d'Europe (l'holotype de Berlin a été détruit pendant la Seconde Guerre Mondiale).

LECTOTYPE : *Zenker 4701*, Süd-Kamerun, bei Mimfia, im halbschatigen Urwald am 300 m, fl., fr., 10.1903, P ; iso-, BM, G, K.

MATÉRIEL ÉTUDIÉ (entièrement Camerounais) : *Leeuwenberg 5028*, 60 km au S-O d'Eséka, 12 km à l'O de Songbong, fl., 9.3.1965, WAG, K, P, YA ; *Mpom Benoît 262*, bord de route & 3 km de Zingi subdiv. de Kribi, fl., 26.3.1957, P, YA ; *Zenker 100* (?), vallée du Lokindji, près de Bipindi, fl., 30.10.1918 ; *2879, 2887, 2912*, Bipindi, fl., 3.1904, BR, BM, K, P ; *4701* (cf. lectotype).

Cette espèce, endémique du Sud-Cameroun, a été récoltée dans les forêts primaires de la Région Atlantique. Elle semble sympatrique de *C. dinklagei* avec laquelle une affinité nette au niveau de l'androcée peut être observée ; mais elle en diffère par tous les autres cycles et ne peut donc être classée dans le même sous-genre. Son ovaire biloculaire la rapproche encore davantage des *Dactylopetalum*, de sorte que son traitement, fait par ALSTON, paraît plus fondé que pour *C. dinklagei* ; néanmoins, elle diffère de tous les représentants de ce sous-genre par les pédicelles et la pubescence des anthères (qui caractérisent les *Lasiosepalum*), par le calice qui est pratiquement celui des *Weihea* et par le pétale, sans exemple dans le genre. Enfin, elle s'écarte des *Cassipourea* typiques par tous les caractères envisagés ici. Ainsi, cette espèce ne peut être classée dans aucun des sous-genres actuels : je propose donc le nouveau sous-genre *Zenkeroweihea* dont le nom, celui d'une section du genre *Weihea* Sprengel créée par ENGLER, est repris dans une combinaison nouvelle avec un statut nouveau.

Cassipourea subg. **Zenkeroweihea** (Engl.) Floret, *comb. et stat. nov.*

— *Weihea* sekt. 5 *Zenkeroweihea* ENGL., Pflanzenw. Afr. 3 (2) : 672 (1921).
— *Cassipourea* subg. *Dactylopetalum* (BENTH.) ALSTON, Kew Bull. (1925) : 271, *p.p. quoad speciem C. zenkeri* (ENGL.) ALSTON.

SPECIES-TYPICA : *Cassipourea zenkeri* (Engl.) Alston ; Basion. : *Weihea zenkeri* Engl. ; typus : *Zenker 4701.*

DIAGNOSIS SUBGENERICA : *A* Cassipoureae Aublet *subgeneribus omnibus ceteris, his characteribus simul conjuctis differt : pedicellus quam flos duplo longior, calyx patens lobis quam tubus duplo longioribus, petala paucilaciniata, androcoeum diplostemoneum antheris orbicularibus ciliatis, ovarium biloculare.*

Cassipourea pumila Floret, *sp. nov.* — Fig. 3.

Suffrutex humilis 50 cm altus, ramulis petiolisque lanatis, stipulis acuminatis intus a cerocystibus 5 instructis. Foliorum lamina membranacea 11-17 × 3,5-6,5 cm oblonga-ovata utrinque pilosa, basi obtusa rarius subrotundata. Inflorescentiae minutae ramosae. Pedicelli 3-8 mm longi. Calyx campanulatus, ad medium 5-7 dentatus, intus subglaber. Petala 5-7, laciniis latis foliaceis uninervatis pennatis. Stamina 20-27, antheris glabris oblongis 2 mm apiculatis, filamentis basi plusminusve adnatis (annulum inconspicuum). Ovarium 3-5-loculare, pilis erectis, stylo glabro, stigmate haud incrassato. Capsula subpiriformis 3-5-costata, seminibus 5 mm longis, arillodio cuculato.

A Cassipoureae Aubl. *speciebus omnibus ceteris, florum inflorescentiaeque characteribus aliter conjunctis differt.*

Les deux spécimens disponibles de cette espèce proviennent de deux sous-arbrisseaux fertiles qui ne dépassent pas 50 cm de hauteur (ce port est le plus réduit jamais observé dans le genre). Les jeunes rameaux, couverts de longs poils laineux, deviennent glabres et noirâtres avant l'aoûtement. Les stipules, 6-8 × 2-4 mm, ovées acuminées, extérieurement pubescentes, portent sur la ligne basale de leur face interne glabre 5 cérocystes (*in* angl. « colleters ») régulièrement espacés. Feuilles opposées distiques sans torsion visible des pétioles et des entrenœuds. Pétioles laineux, longs de 5-6 mm. Limbe submembraneux (très semblable en herbier à celui de *C. dinklagei*), 11-17 × 3,5-5,5 cm, obové-oblong, acumen court à pointe aiguë, base obtuse à subarrondie, marge pubescente parfois vaguement ondulée, longs poils couchés épars persistants sur les deux faces plus denses et dressés sur les nervures. Nervures II (9-)10-12(-14) fines terminées en arceaux décroissants vers la marge. Nervures III et nervilles en réseau lâche visible par transparence.

L'inflorescence, qui peut atteindre 20 mm, est irrégulièrement ramifiée : certains axes présentent plusieurs nœuds avant le relai sympodial (cf. Fig. 4) ; les fleurs ont des pédicelles longs de 3-8 mm dont la base est entourée par 2 bractéoles axillant chacune une gemme réduite le plus souvent à une bosselle pubescente. Un comptage des pièces florales sur 6 fleurs du type a donné les résultats suivants :

S	P	E	C	E/S
5	5	20	3	4
5	5	24	3	4,8
5	5	25	4	5
6	6	22	3	3,6
6	6	23	4	3,8
7	7	27	5	3,9

Le réceptacle cupuliforme, dont la base est courtement stipitée, porte un calice campanulé pubescent à l'extérieur mais glabre à l'intérieur dont les dents sont égales au tube : il est semblable à celui de *C. dinklagei* et comme lui, ne diffère du calice des *Cassipourea* typiques que par l'absence d'indument interne. Le pétale, hormis la glabréité totale de l'onglet, est conforme à celui des *Lasiosepalum* : l'onglet, largement obovale, porte 9 à 12 paires d'apppendices sur les deux tiers de sa marge distale (position apicale et latérale) ; les 5 à 6 paires supérieures sont de larges lanières foliacées uninervées et translucides dont la base pétioliforme est beaucoup plus longue que chez les *Lasiosepalum* ; les paires inférieures sont de plus en plus courtes et filiformes. Les étamines, 20-27, 3,5 à 6 fois plus nombreuses que les sépales, ne sont pas exsertes après l'anthèse, la longueur des filets demeure égale à celle des anthères, celles-ci, longues de 2 mm, sont entièrement glabres et nettement apiculées au sommet comme chez certains *Lasiosepalum* mais entièrement glabres ; les filets sont soudés par leur base et reliés entre eux par une palmure irrégulière. Cet androcée montre ainsi une organisation semblable à celui des *Weihea* dont il ne diffère que par l'apicule des anthères. L'ovaire 3-5-loculaire est couvert de longs poils dressés ; mis à nu, il mesure 1,5 mm de hauteur et 2 mm de diamètre ; le style, entièrement glabre, est terminé par un stigmate non élargi qui dépasse légèrement les dents du calice après l'anthèse contrairement aux étamines. Les ovules, longs de 1/3 à 1/2 mm, montrent un raphé interne bien marqué et un arillode dressé bilobé.

Le fruit est une capsule piriforme haute et large de 6-8 mm munie de longs poils dressés épars et de 3-5 sutures légèrement proéminentes ; style persistant. La seule graine apparemment mûre avait un corps ellipsoïdal avec un raphé bien visible prolongé par un long funicule ; l'arillode translucide cuculé recouvre à peine le 1/4 supérieur du corps séminal ; le testa brun noirâtre peu épais était vide ; l'albumen et l'embryon demeurent inconnus ; les deux graines atrophiées sont dissimulées par leur arillode dont le développement paraît complet.

TYPE : *N. Hallé 2444*, Gabon, région de l'Estuaire, Abanga, chantier C.E.T.A., Monts de Cristal, fl., 11.6.1963 (holo-, P).

Cette espèce n'est connue que par deux récoltes de N. HALLÉ qui proviennent de la partie Sud-Est des Monts de Cristal, 50 km à l'Est du fond de l'Estuaire, vers 450 m d'altitude ; l'une, *N. Hallé 2444*, avec fleurs et boutons floraux a été choisie comme type ; l'autre, *N. Hallé 2268*, récoltée 6 jours plus tôt (5.6.1963) dans la même localité est en fruit : ses caractères végétatifs et les restes de pièces florales qui accompagnent les fruits ne laissent subsister aucun doute sur sa conspécificité avec le type. Le port des deux plantes, exceptionnellement modeste dans le genre, donne à penser que cette espèce de sous-bois est très sciaphile. En herbier, elle présente avec *C. dinklagei* une similitude d'aspect due à sa pubescence, à la texture membraneuse de ses feuilles ainsi qu'à son calice ; elle en diffère par les caractères du pétale et de l'androcée, par son style non capité ainsi que par ses pédicelles et les ramifications de son inflorescence. Ses affinités avec les *Dactylopetalum* sont inexistantes et son organisation florale réunit des états de caractères qui sont disjoints dans les autres sous-genres : indentation du calice et style exsert et non capité des *Cassipourea* typiques, pétales et anthères apiculées des *Lasiosepalum*, pubescence du calice et organisation de l'androcée des *Weihea*. *C. pumila* ne peut être classé ni dans les sous-genres d'ALSTON, ni dans ceux que j'ai définis : je crée pour cette seule espèce un nouveau sous-genre :



FIG. 3. — **Cassipourea pumila** Floret : **1,** rameau florifère × 1/2 ; **2,** stipule face ext. et **2′,** face int. × 4 ; **3,** inflorescence × 4 ; **4,** bouton floral × 4 ; **5,** fleur âgée × 3,5 ; **6,** pétale, vue int. × 5 ; **7,** androcée × 8 ; **8,** anthères × 15 ; **9,** pistil × 8 ; **10,** ovule vue lat. et **10′,** vue int. × 15 ; **11,** fruit × 3 ; **12,** graine × 6 ; **13,** pôle micropylaire en coupe long. × 6. (1-10, *N. Hallé 2444* ; 11-13, *N. Hallé 2268*).

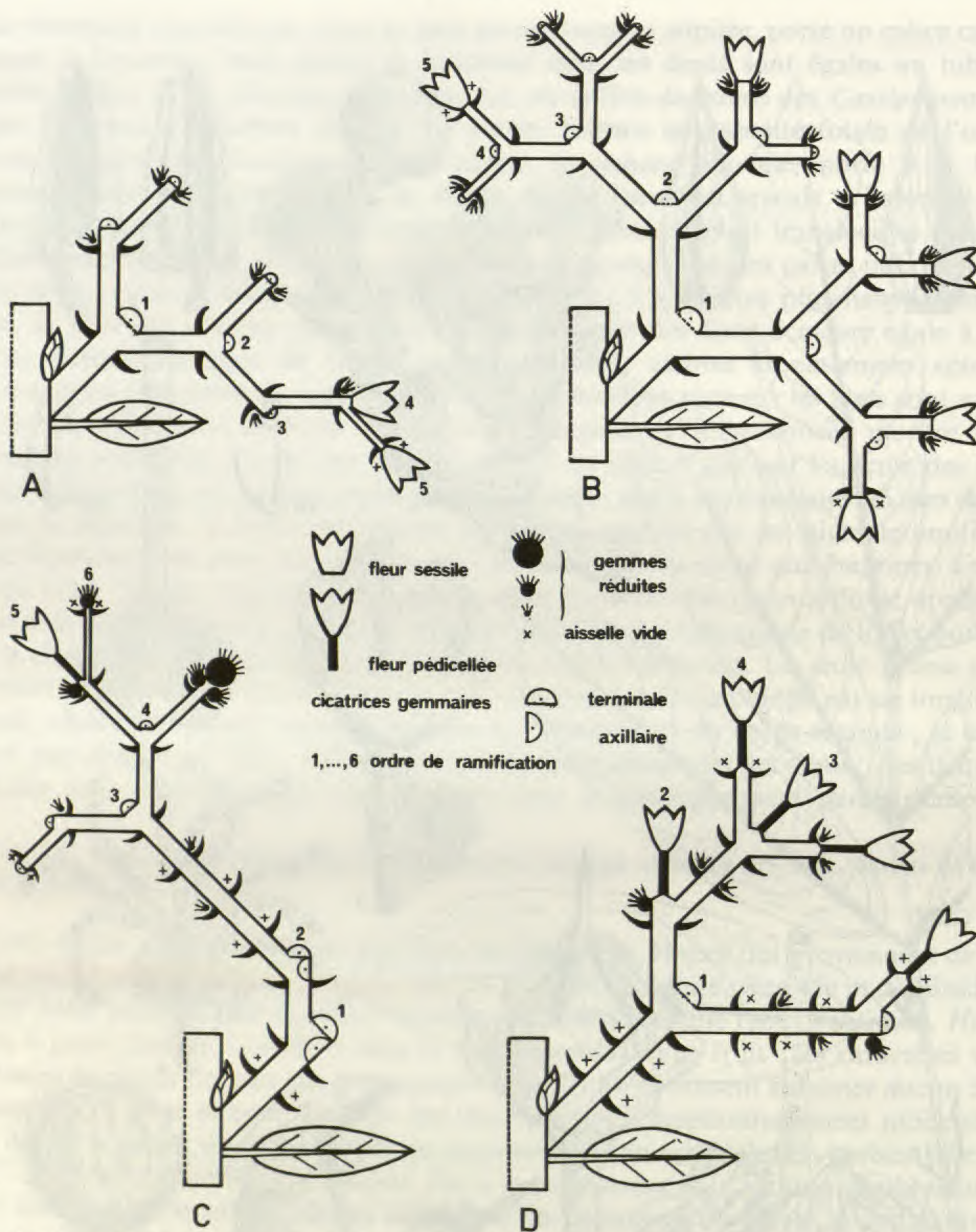


FIG. 4. — Schémas d'inflorescences : **A, B,** *Cassipourea dinklagei* (Engl.) Alston (*Mildbraed 6012, Bos 7164*) ; **C, D,** *Cassipourea pumila* Floret. (*N. Hallé 2268, 2444*).

Cassipourea subg. **pumiloweihea** Floret, *subg. nov.*

DIAGNOSIS SUBGENERICA : *A* Cassipoureae Aublet *subgeneribus omnibus ceteris, his characteribus simul conjunctis differt : calyx campanulatus intus glaber ad medium dentatus, petala laciniis latis foliaceis uninervatis, stamina quam calycis dentes 3-5-multiora filamentis basi adnatis antheris apiculatis oblongis.*

SPECIES-TYPICA : *C. pumila* Floret (*hic descripta*) ; typus : *N. Hallé 2444.*

Clé des sous-genres

1. Face interne du calice couverte d'un indument épais et soyeux.
2. Pétales multifimbriés, onglet fortement spatulé ; thèques des anthères glabres ; anneau intrastaminal non soudé à la face interne des filets ; étamines 3-6 fois plus nombreuses que les sépales ; calice campanulé à dents égales au tube (sauf *C. floribunda*) ; pédicelles nuls ou inférieurs à la hauteur de la fleur fermée (sauf *C. floribunda*) .... subg. *Cassipourea*
2'. Pétales à larges lanières foliacées et uninervées, onglet largement obovale ; thèques des anthères munies de longs poils très fins ; anneau intrastaminal soudé tout ou partie à la face interne des filets ; étamines 4-9 fois plus nombreuses que les sépales (sauf *C. le-testui* strictement diplostémone) ; calice étalé en étoile, dents 2-3 fois plus longues que le tube .... subg. *Lasiosepalum*

1'. Face interne du calice glabre ou glabrescente.
3. Etamines 3-n fois plus nombreuses que les sépales ; base soudée des filets ne formant pas une collerette staminale distincte.
4. Calice étalé en étoile, dents 2-3 fois plus hautes que le tube ; pétale muni d'appendices filiformes (fimbrilles ou lanières très étroites), apicaux et parfois subapicaux ; anthères sans apicule .... subg. *Weihea*
4'. Calice campanulé, dents égales au tube ; pétale muni de larges lanières foliacées et uninervées, apicales et latérales ; anthères apiculées .... subg. *Pumiloweihea*
3'. Etamines exactement 2 fois plus nombreuses que les sépales ; collerette staminale bien distincte formée par l'alternance régulière et la soudure de la base des filets avec un élément intermédiaire parfois lobé.
5. Calice extérieurement pubescent, dents égales ou supérieures au tube ; anthères orbiculaires, thèques munies de longs poils fins.
6. Calice campanulé, dents égales au tube ; pétale multifimbrié ; ovaire 3-4-loculaire ... . subg. *Dinklageoweihea*
6'. Calice largement ouvert, dents 2 fois plus hautes que le tube ; pétale à lanières peu nombreuses (env. 9) larges et un peu charnues, sans nervure ; ovaire 2-loculaire .... subg. *Zenkeroweihea*
5'. Calice extérieurement glabre, campanulé, dents 3-4 fois plus courtes que le tube ; anthères oblongues et glabres ; pétale à onglet étroit, fimbrilles peu nombreuses toutes apicales ; ovaire 2-loculaire .... subg. *Dactylopetalum*

CONCLUSIONS

Un réexamen des caractères de la fleur et de l'inflorescence confirme la valeur taxonomique actuelle des sous-genres créés par Alston. Trois nouveaux sous-genres ont dû être définis pour trois espèces dont une nouvelle *C. pumila* a été décrite. Le genre *Cassipourea* compte désormais sept sous-genres, une clé a été établie qui permet de déterminer au niveau subgénérique toutes les espèces actuellement reconnues.

L'étude a mis en évidence les nombreuses affinités qui existent non seulement entre les sous-genres mais aussi avec les autres genres de la tribu des *Macarisieae.* Elle a notamment révélé l'importance toute particulière de la structure de l'androcée pour la compréhension de ce groupe et en a proposé une interprétation qui détermine pour une grande part la construction de l'arbre phylogénique présenté ici (Fig. 5). Cet arbre figure une hypothèse provisoire dont la conception repose sur la dérivation des états de caractères évoquée dans la première partie de ce travail et dont le détail sera exposé ultérieurement. Selon cette hypothèse, le sous-genre

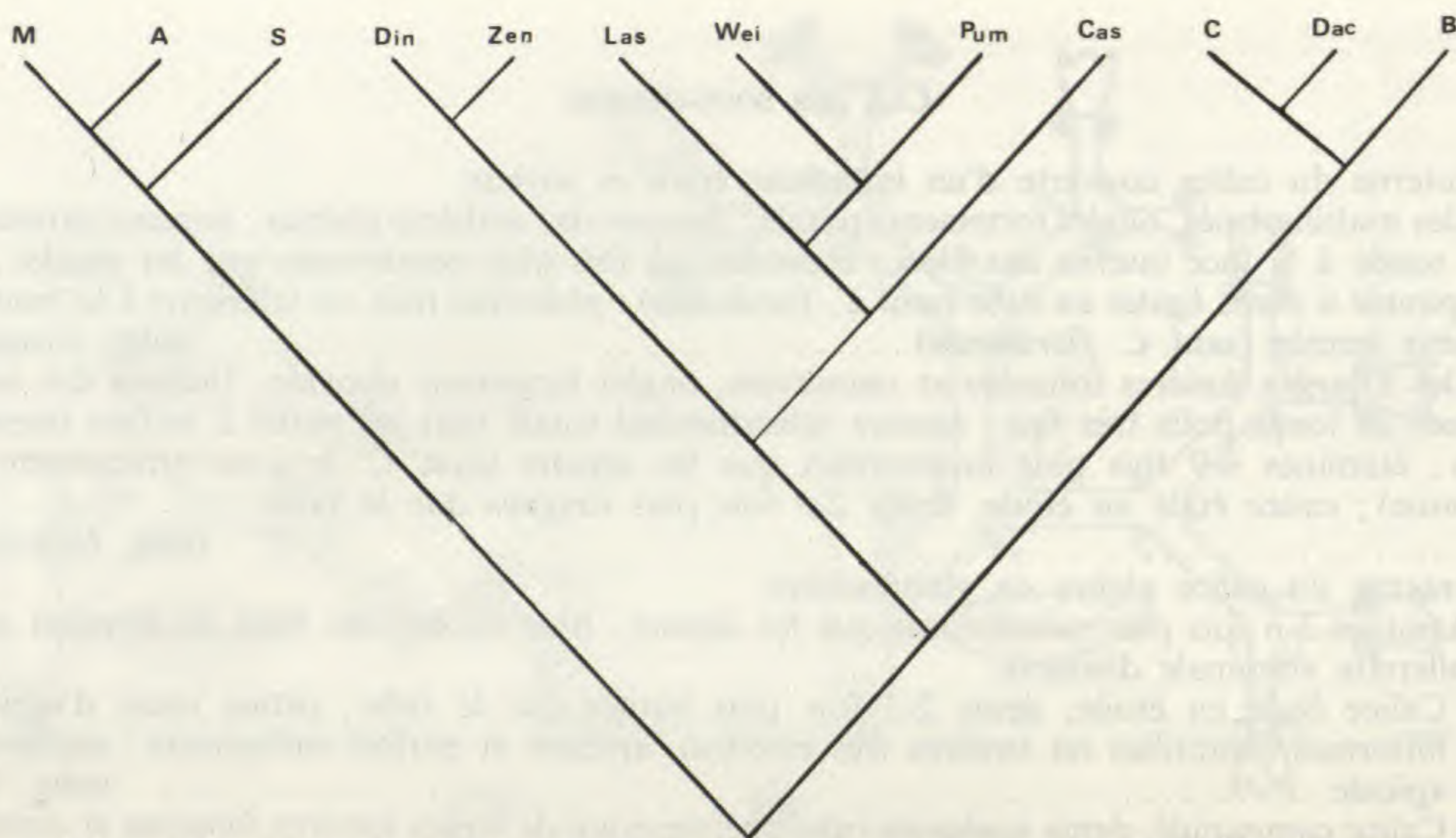


FIG. 5. — Arbre phylogénique de la tribu des *Macarisieae* : **A,** *Anopyxis* ; **B,** *Blepharistemma* ; **C,** *Comiphyton* ; **M,** *Macarisia* ; **S,** *Sterigmapetalum*. Les sous-genres du genre *Cassipourea* sont symbolisés par leurs trois premières lettres : Cas(sipourea) ; Dac(tylopetalum) ; Din(klageoweihea) ; Las(iosepalum) ; Pum(iloweiha) ; Wei(hea) ; Zen(keroweihea).

Dactylopetalum constitue avec les genres *Comiphyton* et *Blepharistemma* un « groupe-frère » de celui qui réunit tous les autres sous-genres : le genre *Cassipourea* n'est donc pas un groupe monophylétique.

Une étude comparée des structures florales étendue à l'ensemble des *Rhizophoraceae* est en préparation, où d'autres hypothèses seront présentées. Vu la fréquente précarité des descriptions disponibles, l'étude macromorphologique et statique peut encore aujourd'hui se justifier comme une étape de l'investigation mais il est indispensable que se développent les études anatomiques et morphogénétiques pour préciser l'interprétation des caractères, et apporter des hypothèses. La seule étude d'ensemble récente est celle de VAN VLIET (1976) sur l'anatomie des bois : d'après son arbre phylogénique *Cassipourea* est diphylétique mais les groupes qu'il propose sont différents et les sous-genres du genre *Cassipourea* ne sont pas explicités :

Groupe I — *Blepharistemma*
— *Cassipourea*
Groupe II — *Sterigmapetalum*
— *Comiphyton*
— *Anopyxis* (ajouté d'après le texte)
— *Cassipourea p.p.*
Groupe III — *Macarisia*

La présentation de l'arbre de VAN VLIET paraît signifier que III est le « groupe-frère » des deux autres.

Des travaux récents de grande valeur sur la graine et l'embryon de plusieurs *Macarisieae* (JONCOSA, 1984 ; TOBE & RAVEN, 1987) fournissent des résultats plus que prometteurs pour la compréhension de ce groupe et des *Rhizophoreae* (JONCOSA, 1982, 1984). Il est à souhaiter que des travaux semblables voient le jour sur l'anatomie et la morphogenèse de l'androcée.

BIBLIOGRAPHIE

ALSTON, A. H. G., 1925. — Revision of the genus Cassipourea. *Kew Bull.* 1925 : 241-276.

ENGLER, A., 1921. — Rhizophoraceae. *In Pflanzenw. Afr.* 3 (2) : 661-669. Leipsig.

FLORET, J.-J., 1974. — Comiphyton, genre nouveau gabonais. *Adansonia*, ser. 2, 14 (3) : 499-506.

FLORET, J.-J., 1976. — A propos de Comiphyton gabonense (Rhizophoraceae-Macarisieae). *Adansonia*, ser. 2, 16 (1) : 39-49.

FLORET, J.-J., 1982. — Deux Cassipourea nouveaux (Rhizophoraceae) des reliefs centraux de l'Afrique équatoriale. *Bull. Jard. Bot. Nat. Belg.* 52 : 467-476.

JACQUES-FÉLIX, H., 1952. — Les Cassipourea d'Afrique occidentale. *Rev. Int. Bot. Appl.* 355-356 : 265-272.

JONCOSA, A. M., 1984. — Embryogenesis and seedling development in Cassipourea elliptica (Sw.) Poir. (Rhizophoraceae). *Amer. J. Bot.* 71 : 170-179.

KUHLMANN, J. G., 1925. — Sterigmapetalum gen. et sp. nov. *Arch. Jard. Bot. Rio de Janeiro* 4 : 359-361, *tab. 32.*

LEWIS, J., 1955. — Notes on Cassipourea Aubl. in Africa. *Kew. Bull.* 1955 : 143-159.

PIERRE, L., 1898. — A propos d'une Macarisiée du Gabon. *Bull. Soc. Linn. Paris*, Sept. 1898 : 74-76.

PRANCE, T. G. *et al.*, 1975. — Revisaô taxonômica das especies amazonicas de Rhizophoraceae. *Act. Amazon.* 5 (1) : 5-22.

STEYERMARK, J. A. & LIESNER, R., 1983. — Revision of the genus Sterigmapetalum (Rhizophoraceae). *Ann. Mis. Bot. Gard.* 70 : 179-193.

TOBE, H. & RAVEN, P. H., 1987. — The embryology and relationships of Cassipourea and Sterigmapetalum (Rhizophoraceae-Macarisieae). *Opera Bot.* 92 : 253-264.

TULASNE, L. R., 1856. — Rhizophoraceae in Florae Madagascariensis fragmenta. *Ann. Sc. Nat. Bot.*, ser. 4, 6 : 123-124.

VAN VLIET, C. J. C. M., 1976. — Wood anatomy of the Rhizophoraceae. *Leiden Bot. Ser.* 3 : 20-75.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4ᵉ sér., **10**, 1988,
section B, *Adansonia*, nº 1 : 47-67

Studies on the Flora of the Guianas 34.
Synopsis generis *Ouratea* Aublet *(Ochnaceae)*

C. SASTRE

Résumé. — Six sections sont définies et nommées : *Kaieteuria* (Dwyer) Sastre *stat. nov.*, *Cardiocarpae* (Engler) Sastre *stat. nov.*, *Polyouratea* (Tieghem) Sastre *stat. nov.*, *Persistens* Sastre *sect. nov.*, *Ouratella* (Tieghem) Sastre *stat. nov* et *Ouratea.* Sauf pour cette dernière section, des considérations taxonomiques et biogéographiques sont données pour chacune d'entre elles. Deux nouvelles espèces sont décrites : *O. clarkii* et *O. ramiflora.* Une nouvelle combinaison est faite : *O. venulata* (Tieghem) Sastre.

Summary. — Six sections are defined and named : *Kaieteuria* (Dwyer) Sastre *stat. nov.*, *Cardiocarpae* (Engler) Sastre *stat. nov.*, *Polyouratea* (Tieghem) Sastre *stat. nov.*, *Persistens* Sastre *sect. nov.*, *Ouratella* (Tieghem) Sastre *stat. nov.* and *Ouratea.* Except sect. *Ouratea*, in every section, taxonomical and biogeographical considerations are given. Two new species are described : *O. clarkii* and *O. ramiflora.* A new combination is made : *O. venulata* (Tieghem) Sastre.

Claude Sastre, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 Paris, France.

Le genre néotropical *Ouratea* Aublet de la famille des *Ochnaceae* avec ses 120 espèces environ, appartient à la Tribu des *Ochneae* et à la sous-tribu des *Ouratinae* (Tieghem) Kanis, tandis que le genre-type *Ochna* se situe dans la sous-tribu des *Ochninae* (KANIS, 1968 ; SASTRE, 1987).

Depuis ERHARD (1849), ENGLER (1876), GILG (1895, 1925) et VAN TIEGHEM (1902) aucun auteur n'a tenté de subdiviser le genre *Ouratea.* Pour ma part en 1987, j'ai suggéré des regroupements provisoires d'espèces qui ne tenaient pas compte de celles décrites dans cette présente publication.

HISTORIQUE

Décrit par AUBLET (1775) à partir de *O. guianensis* Aublet, le genre *Ouratea* fut situé chez les *Ochnaceae* par DE CANDOLLE en 1811, lorsque cet auteur décrivit cette famille à fruits particuliers, et limitée alors aux actuelles *Ochneae.* En effet, après l'anthèse, les carpelles soudés dans la fleur s'individualisent et le fruit qui en découle se compose d'un tore portant les

carpelles uni-séminés bien détachés les uns des autres comme cela se présente chez diverses *Annonaceae*, mais chaque élément ne porte aucune trace de style et de stigmate. Ceci explique que divers auteurs situèrent le genre *Ochna* près des Anones (ADANSON, 1763) ou des *Magnolia* (A. L. DE JUSSIEU, 1789).

DE CANDOLLE montre la vraie nature du fruit et dans le Prodrome en 1824 il explique les différences existant entre les genres *Ochna* et *Ouratea*, nommant malencontreusement ce dernier *Gomphia* Schreber décrit seulement en 1789 :

— Pétales 5-10, étamines plus de 10, filets filiformes chez *Ochna*.
— Pétales 5, étamines 10, filets nuls à subnuls chez « *Gomphia* ».

Dans ce dernier genre, il remarque que les espèces américaines possèdent des stipules latérales libres, alors qu'elles sont soudées chez les espèces malgaches.

PLANCHON, en 1846, confortant les observations de DE CANDOLLE pour les espèces américaines et malgaches de « *Gomphia* », expose la différence fondamentale existant entre les espèces du nouveau et de l'ancien monde (y compris Madagascar). Il définit ainsi deux sections :

— Stipules latérales libres chez *Eugomphia* (Nouveau Monde).
— Stipules infra-axillaires plus ou moins soudées chez *Gomphiastrum* (Ancien Monde).

En 1876 ENGLER utilise le nom d'AUBLET pour nommer le genre *Ouratea* et reconnaît les deux sections définies par PLANCHON en leur gardant la même dénomination (*Eugomphia* et *Gomphiastrum*).

Il faut attendre GILG (1895) pour que ces deux sections soient nommées *Neoouratea* et *Palaeouratea*, respectivement du Nouveau Monde et de l'Ancien Monde.

VAN TIEGHEM (1902) fait éclater la famille des *Ochnaceae* telle que GILG l'a concevait 7 ans plus tôt. Les espèces regroupées dans le genre *Ouratea* appartiennent à la tribu des *Ourateae* qui comprend deux sous-tribus :

— Calice caduque, ovule, grain et embryon droits : *Orthospermae* du Nouveau Monde.
— Calice persistant et accrescent, ovule, graine et embryon courbes en crochet ou en fer à cheval autour d'une fausse cloison basilaire tangentielle : *Campylospermae* de l'Ancien Monde.

Il reconnaît 22 genres chez les *Orthospermae* (avec *Ouratea* réduit à une cinquantaine d'espèces) et 12 chez les *Campylospermae*. De plus il décrit plus de 100 espèces nouvelles d'*Ourateae* dont la moitié a été mise en synonymie avec des espèces déjà existantes.

GILG, en 1925, reconsidère le genre *Ouratea* s.l. avec, non pas deux sections, mais deux sous-genres : *Neoouratea* et *Palaeouratea* correspondant respectivement aux *Orthospermae* et aux *Campylospermae* de VAN TIEGHEM.

FARRON (1963, 1968) reprenant en partie les idées de VAN TIEGHEM restreint le genre *Ouratea*, caractérisé par ses embryons droits et ses stipules latérales libres, au Nouveau Monde. Puis il regroupe les espèces de l'Ancien Monde (à embryon courbe et stipules intra-axillaires plus ou moins soudées) dans 3 genres bien reconnaissables grâce à la nervation foliaire et dont il donne une clef distinctive en 1985.

KANIS (1968) restreint aussi le genre *Ouratea* au Nouveau Monde et propose les subdivisions de la famille des *Ochnaceae* jusqu'aux sous-tribus. C'est ce système qui est aujourd'hui adopté par les divers auteurs traitant de la famille des *Ochnaceae*.

Quel que soit le niveau taxonomique de l'ensemble des espèces d'*Ouratinae* reconnues par les divers auteurs, aucune subdivision du genre *Ouratea* proposée jusqu'à présent n'est satisfaisante.

ERHARD, en 1849, regroupe les 29 espèces d'*Ouratea* connues à son époque en 3 divisions : 1. *puberulae*, 2. *glaberrimae*, 3. *ovario 6-8 partito* (*Leptoderma* Erhard). Il ne nomme pas sa 1ère division et subdivise sa 2e en : A. Feuille coriace à consistance subligneuse (*Xyloderma* Erhard) ; B. Feuille à consistance de cuir (*Corioderma* Erhard) ; C. Feuille à consistance ordinaire (*Leptoderma* Erhard). Ce système n'est pas satisfaisant car il est souvent difficile de juger la consistance d'une feuille (subligneuse ou de cuir). De plus si des espèces sont toujours pileuses ou glabres, d'autres par contre, présentent des spécimens plus ou moins velus, glabres à subglabres.

Pour les 76 espèces d'*Ouratea* néotropicales connues en 1876, ENGLER distingue deux séries :

— Drupes obcordées, plus courtes que larges, émarginées, gynophores disciformes... *Cardiocarpea* Engler (1 espèce : *O. cardiosperma* (DC.) Engler).

— Drupes ovoïdes à obovoïdes à subglobuleuses à oblongo-ovoïdes... *Oocarpea* Engler (les 75 autres espèces d'*Ouratea*).

Ensuite les distinctions se basent principalement sur les nervures secondaires et tertiaires du limbe, parallèles à réticulées plus ou moins saillantes.

Pour sa part VAN TIEGHEM en faisant éclater les *Ouratea*, établit ses genres à partir de la forme des embryons et de la structure des inflorescences.

De fait les deux derniers systèmes s'avèrent délicats à l'usage. En effet, s'il est vrai que des espèces possèdent des feuilles à nervures nettement saillantes et d'autres à nervures peu saillantes, il existe une gamme d'espèces pour lesquelles il est difficile de porter un jugement. Pour ces dernières, la saillance des nervures est fonction des conditions écologiques (humidité et ensoleillement principalement) et aussi de l'âge des feuilles.

Le système de VAN TIEGHEM est aussi difficilement utilisable, le fruit (et donc l'embryon) de nombreuses espèces étant encore inconnu. En effet, il est symptomatique que dans plusieurs de ses genres, VAN TIEGHEM cite des espèces certaines et définitives et des espèces douteuses et provisoires.

Quant à GILG, il a simplement repris le système d'ENGLER.

SYSTÉMATIQUE ET PHYTOGÉOGRAPHIE

Au vu de nos connaissances actuelles, il est possible de distinguer chez le genre *Ouratea* cinq sections.

CLÉ DES SECTIONS DU GENRE OURATEA

A. Fleurs à 2-4 sépales disposés en 2-3 parties.............. 1. sect. *Kaieteuria* (Dwyer) Sastre
A'. Fleurs à 5 sépales bien distincts.

B. Fruits à carpelles horizontaux .... 2. sect. *Cardiocarpae* (Engler) Sastre
B'. Fruits à carpelles verticaux.
C. Fleurs à 5-10 carpelles .... 3. sect. *Polyouratea* (Tieghem) Sastre
C'. Fleurs toujours à 5 carpelles.
D. Fruits à calice persistant .... 4. sect. *Persistens* Sastre
D'. Fruits à calice caduque.
E. Inflorescences axillaires et rarement terminales ... 5. sect. *Ouratella* (Tieghem) Sastre
E'. Inflorescences toujours terminales .... 6. sect. *Ouratea*

1. OURATEA Aublet sect. KAIETEURIA (Dwyer) Sastre, *stat. nov.*

— *Kaieteuria* DWYER, Bull. Torrey Bot. Club 70 : 50 (1943).

Inflorescence terminale ou axillaire (*O. articulata*) ; fleurs à 2-4 sépales disposés en 2-3 parties, et à 5(-7 chez *O. articulata*) carpelles ; fruits à sépales caduques ou persistants (*O. gillyana* et *O. bipartita*) et à carpelles verticaux.

ESPÈCE-TYPE : *Ouratea gillyana* (Dwyer) Sandw. & Maguire.

CLÉ DES ESPÈCES

1. Fruits à sépales persistants.
2. Arbre de 25 m ; feuilles elliptiques (L/l = 3-3,5) ; pédoncule floral dressé ; sépales de 11 × 3-5 mm .... *O. bipartita* Sastre
2'. Arbuste de 3-4 m ; feuilles oblongues (L/l = 2-2,5) ; pédoncule floral recourbé ; sépales de 5,5-6 × 4-5 mm .... *O. gillyana* (Dwyer) Sandw. & Maguire
1'. Fruits à sépales caduques.
3. Feuilles : 12-22 × 4,5-6 cm .... *O. engleri* Tieghem
3'. Feuilles : 2-10(-14) × 1-5,5 cm.
4. Fleurs à 6-7 carpelles .... *O. articulata* Sastre
4'. Fleurs à 5 carpelles.
5. Feuilles orbiculaires .... *O. clarkii* Sastre
5'. Feuilles non orbiculaires.
6. Feuilles de 2,5-3,5 × 0,7-1,5 cm .... *O. steyermarkii* Sastre
6'. Feuilles de 6-10(-14) × 2-5 cm.
7. Arbre de 4-15 m ; limbe oblong à base arrondie à cordée . *O. thyrsoidea* Engler
7'. Arbuste de 1-4 m ; limbe elliptique à base arrondie ....
.... *O. polyantha* (Triana & Planchon) Engler

Ouratea bipartita Sastre, Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4[e] sér., 8, sect. B, Adansonia, 4 : 420 (1986).

Ouratea gillyana (Dwyer) Sandw. & Maguire, Bull. Torrey Bot. Club 75 : 645 (1948).

— *Kaieteurea gillyana* DWYER, Bull. Torrey Bot. Club 70 : 51 (1943).
— *Ouratea cernuiflora* SANDW., J. Arnold Arbor. 24 : 225 (1943).

Ouratea engleri Tieghem, Ann. Sc. Nat. Bot., sér. 8, 16 : 259 (1902).

Ouratea articulata Sastre, Phytologia 64 (4) : 247 (1988).

Ouratea clarkii Sastre, sp. nov. — (Fig. 1).

A O. thyrsoidea Engler, *frutex (non arbor), folia orbicularia L/l = 1,3-1,8 (non oblonga, L/l = 2-2,5), differt.*

Frutex, 2-6 m alta, ramis glabris. Folia petiolo 1-2 mm longo ; lamina coriacea 3-8 × 2-5,5 cm, orbiculari, basi cordata, margine integerrima, apice obtusato-acuminata, nervo principali prominenti. Inflorescentia terminalis 5-10 cm longa ; flores pedunculis 7-8 mm longis ; sepala 3, coriacea, triangularia, 5-

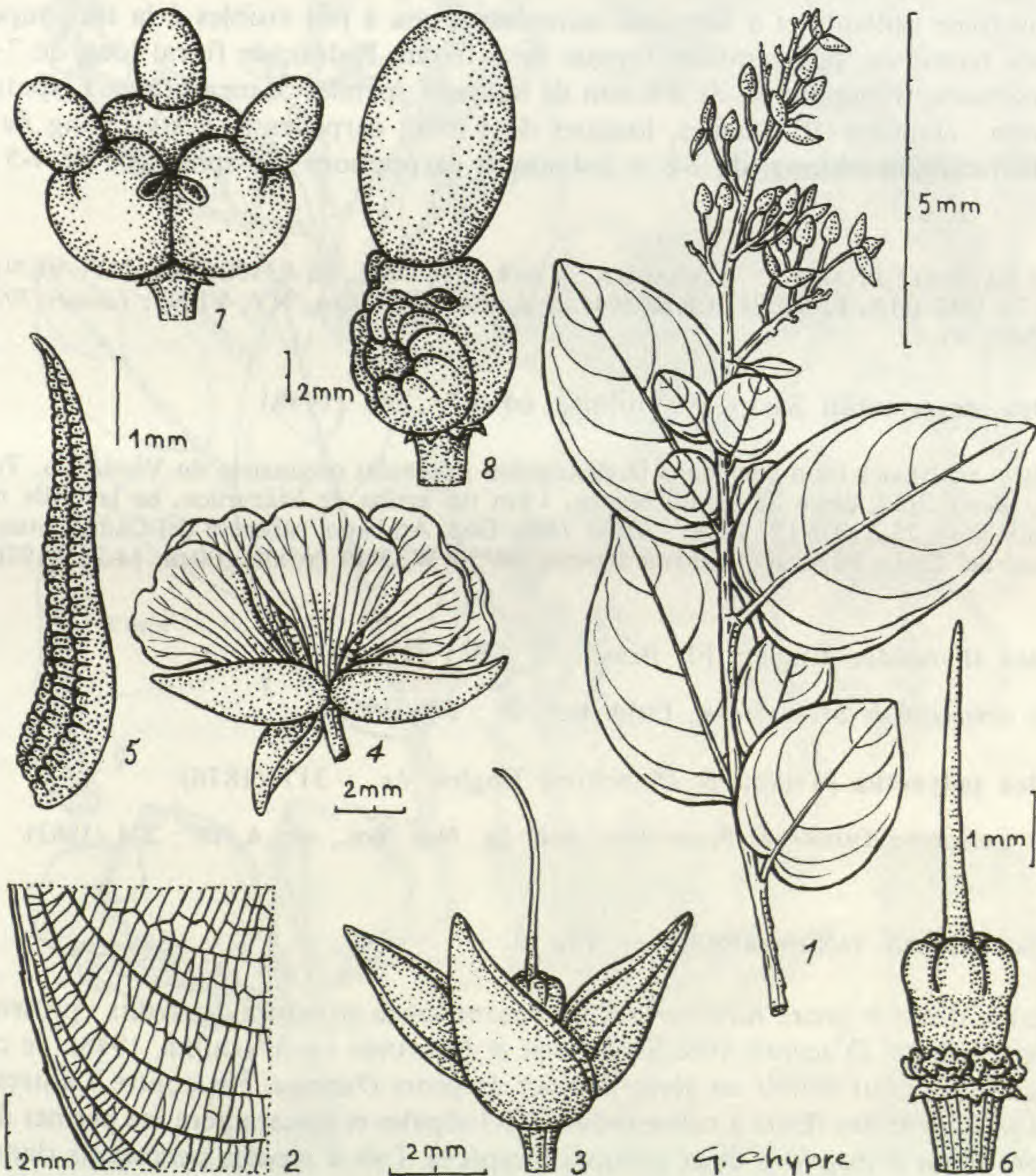


FIG. 1. — **Ouratea clarkii : 1,** rameau florifère ; **2,** marge et nervation de la feuille (face inférieure) ; **3,** jeune fruit ; **4,** fleur épanouie ; **5,** étamine ; **6,** pistil ; **7,** fruit immature ; **8,** fruit mûr. (1-6, *Clark 7182* ; 7, *Clark 7618* ; 8, *Clark 7659*).

6 mm alta ; petala 5, membranacea, spathulata, 5-6 × 4-5 mm ; stamina 10, sessilia, 6 mm longa ; carpella 5, stylo 5 mm longo. Fructus ex 1 (2) carpello oblongo 7-8 × 3-4 mm, carpophoro sub-spherico 4-5 mm diam.

TYPE : *Clark 7182*, Vénézuéla, Terr. Fed. Amazonas, San Carlos de Rio Negro, ca. 20 km S of confluence of Rio Negro and Brazo Casiquiare, 1°56′ N, 67°03′ W, alt. 119 m, 6.4.1979, fl. (holo-, P ; iso-, GA, VEN).

PARATYPE REMARQUABLE : *Clark 7659*, Vénézuéla, *ibid.*, 14.8.1980, fr. (GA, P, VEN).

Arbuste de 2-6 m de hauteur à rameaux glabres. Feuilles à pétiole long de 1-2 mm, à limbe coriace de 3-8 × 2-5,5 cm, orbiculaire à base cordée, marge entière et apex obtus et acuminé, à nervure principale saillante et à nervures secondaires peu à pas visibles à la face supérieure. Inflorescence terminale, peu ramifiée, longue de 5-10 cm. Pédoncule floral long de 7-8 mm ; sépales 3, coriaces, triangulaires, de 5-6 mm de hauteur ; pétales 5, membraneux, spatulés, de 5-6 × 4-5 mm ; étamines 10, sessiles, longues de 6 mm ; carpelles 5, à style long de 5 mm. Fruits à 1(-2) carpelle oblong, de 7-8 × 3-4 mm, à carpophore sub-sphérique de 4-5 mm de diamètre.

AUTRES MATÉRIELS ÉTUDIÉS. — VÉNÉZUÉLA : *Clark 7523, ibid.*, 18.4.1980 (GA, NY, VEN) ; *Clark 7618, ibid.*, 7.6.1980 (GA, P, VEN) ; *Clark 7644, ibid.*, 10.7.1980 (GA, NY, VEN) ; *Liesner 7076, ibid.*, 30.4.1979 (MO, P).

Ouratea steyermarkii Sastre, Phytologia 64 (4) : 247 (1988).

SPÉCIMENS NOUVEAUX (non cités dans la description originale) originaires du Vénézuéla, Terr. Fed. Amazonas : *Berry 2152*, cerca de Piedra blanca, 1 km río arriba de Macuruco, en la orilla norte del Orinoco, alt. 130 m, 25.3.1976 (P, VEN) ; *Huber 1686*, Dep. Atabapo, cabecera del Caño Cotua hasta el pié occidental del Cerro Yapacana, sabana arenosa, 66°50′ W, 3°40′ N, alt. 100 m, 14-28.2.1978 (MYF, P).

Ouratea thyrsoidea Engler, Fl. Brasil. 12 (2) : 313 (1876).

— *Ouratea venezuelensis* STEYERMARK, Field. Bot. 28 : 370 (1952).

Ouratea polyantha (Triana & Planchon) Engler, *l.c.* : 317 (1876).

— *Gomphia polyantha* TRIANA & PLANCHON, Ann. Sc. Nat. Bot., sér. 4, 18 : 274 (1862).

CONSIDÉRATIONS TAXONOMIQUES. — Fig. 2.

DWYER a décrit le genre *Kaieteuria* en se basant sur la structure des fruits : présence de 2-3 sépales persistants. D'accord avec SANDWITH & MAGUIRE (*in* MAGUIRE, 1948), ce caractère n'est pas suffisant pour définir un genre distinct du genre *Ouratea*. Par contre 7 autres espèces d'*Ouratea* possèdent des fleurs à calice réduit à 2-3 sépales et ce caractère me permet de définir une section. Nous y trouvons deux groupes d'espèces, l'un à sépales persistants dans le fruit avec *O. bipartita* et *O. gillyana*, l'autre à sépales caduques regroupant les 6 autres espèces. *O. articulata* avec ses rameaux articulés et ses feuilles ressemblant à celles de *O. gillyana* se situe entre les deux groupes d'espèces.

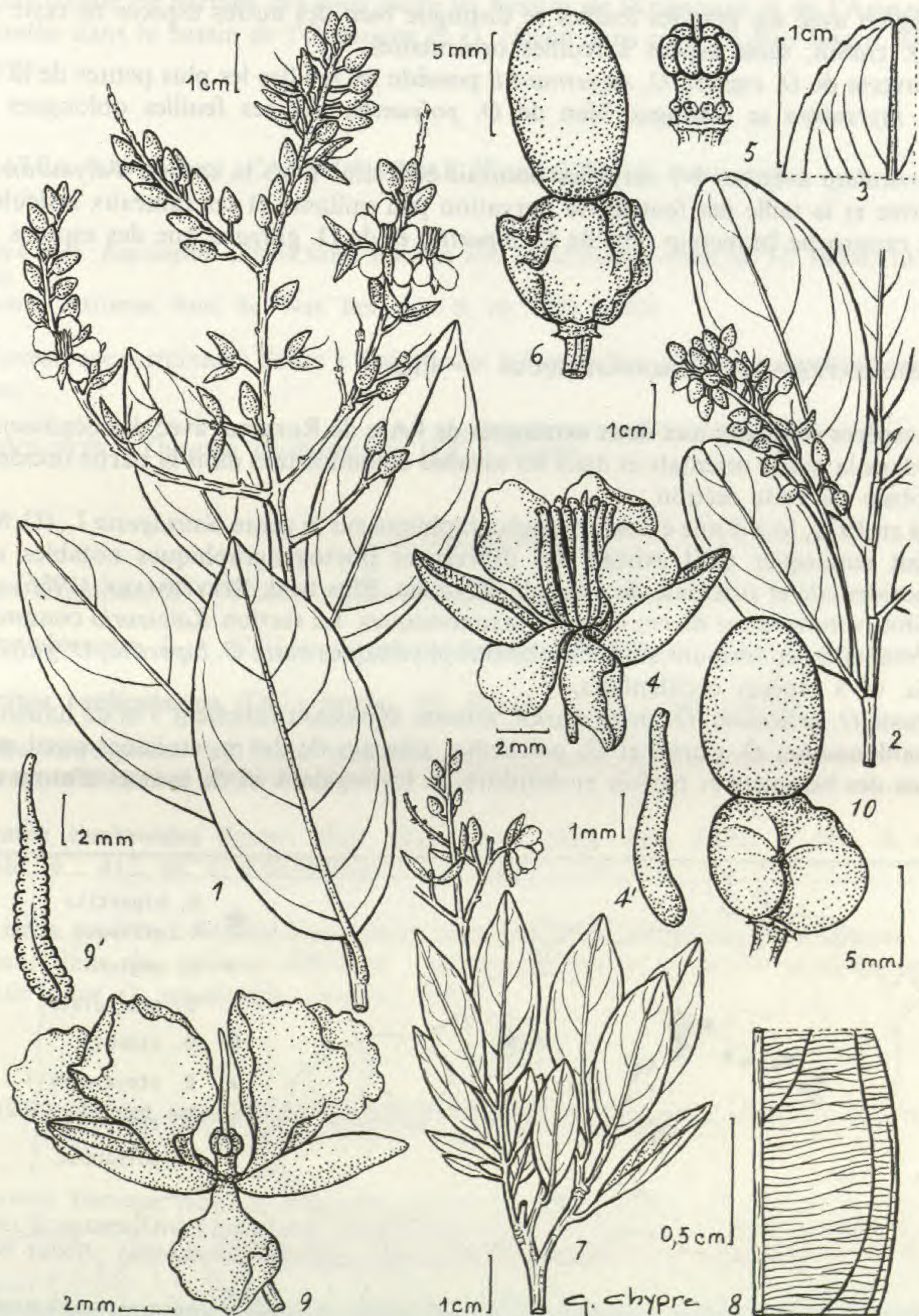


FIG. 2. — **Ouratea thyrsoidea : 1,** rameau florifère. — **O. articulata : 2,** rameau florifère ; **3,** sommet du limbe (face inférieure) ; **4,** fleur ; **4',** étamine ; **5,** pistil et base du style ; **6,** fruit. — **O. steyermarkii : 7,** rameau florifère ; **8,** portion du limbe (face inférieure) ; **9,** fleur sans ses étamines ; **9',** étamine ; **10,** fruit. (1, *Spruce 2007* ; 2-5, *Steyermark et al. 104188* ; 6, *Ramirez 844* ; 7-9, *Steyermark et al. 112797* ; 10, *Berry 2152*).

O. engleri avec ses grandes feuilles se distingue bien des autres espèces de cette section, comme *O. clarkii*, seule espèce à feuilles orbiculaires.

A l'inverse de *O. engleri, O. steyermarkii* possède les feuilles les plus petites de la section. Enfin *O. thyrsoidea* se distingue bien de *O. polyantha* par ses feuilles oblongues à base arrondie.

O. articulata avec ses 6-7 carpelles pourrait être situé dans la section *Polyouratea*. Mais par la forme et la taille des feuilles, sa nervation peu saillante et ses rameaux articulés, cette espèce se rapproche beaucoup plus de *O. bipartita* et de *O. gillyana* que des espèces de cette section.

CONSIDÉRATIONS PHYTOGÉOGRAPHIQUES. — Fig. 3.

Ces espèces se situent aux deux extrémités de l'Arc de Roraima avec des dépassements en Guyana dans la partie orientale et dans les savanes colombiennes dans la partie occidentale de l'aire globale de cette section.

Déjà en 1971, lors d'une étude phytogéographique sur le genre *Sauvagesia* L. (*Ochnaceae*), j'avais fait remarquer qu'il existait des différences phytogéographiques notables entre les parties occidentale et orientale de l'Arc de Roraima. Plus tard, STEYERMARK (1986) a fait les mêmes observations pour divers groupes taxonomiques. La section *Kaieteuria* comprend trois espèces orientales, confirmant ainsi les relations phylétiques entre *O. bipartita, O. gillyana* et *O. articulata*, et 5 espèces occidentales.

Comme *O. articulata, O. steyermarkii*, arbuste dépassant rarement 1 m de hauteur, vit en savane sablonneuse. *O. clarkii* et *O. polyantha*, arbustes de 2-4 m, croissent aussi en savane mais dans des bosquets et parfois en bordure de forêt-galerie et de part et d'autre du canal

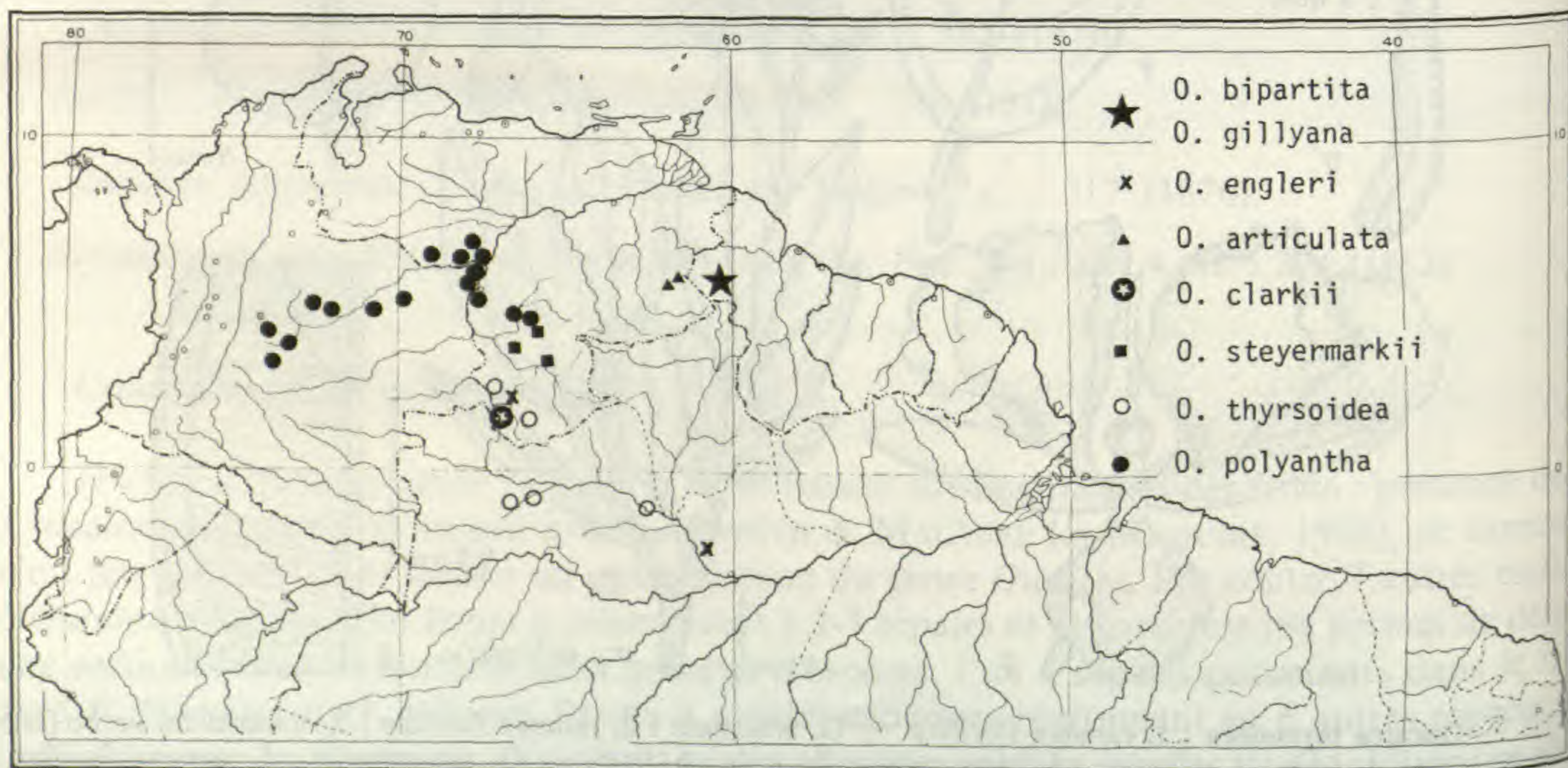


FIG. 3. — Distribution géographique des espèces de la section **Kaieteuria**.

Casiquiare (limite de partage des eaux entre les bassins de l'Orénoque et de l'Amazone) avec *O. polyantha* dans le bassin de l'Orénoque et *O. clarkii* dans celui du Rio Negro, affluent de l'Amazone.

2. OURATEA Aublet sect. CARDIOCARPAE (Engler) Sastre, *stat. nov.*

— *Ouratea* sect. *Eugomphia* (PLANCHON) ENGLER ser. *Cardiocarpae* ENGLER, Fl. Brasil. 12 (2) : 307 (1876).
— *Diouratea* TIEGHEM, Ann. Sc. Nat. Bot., sér. 8, 16 : 227 (1902).

Inflorescence terminale ; fleurs à 5 sépales et à 5 carpelles ; fruits à carpelles horizontaux. 2 espèces.

ESPÈCE-TYPE : *Ouratea cardiosperma* (DC.) Engler.

CLÉ DES ESPÈCES

1. Feuilles elliptiques, L = 6-11 cm ; fruits à carpelles cordiformes.. *O. cardiosperma* (DC.) Engler
1'. Feuilles oblongues, L = 12-21 cm ; fruits à carpelles cerebroides .... *O. cerebroidea* Sastre

Ouratea cardiosperma (DC.) Engler, Fl. Brasil. 12 (2) : 308 (1876).

— *Gomphia cardiosperma* DC., Ann. Mus. Hist. Nat. 17 : 421, *tab. 19* (1811).
— *Diouratea cardiosperma* (DC.) Tieghem, *l.c.* : 227 (1902).

Ouratea cerebroidea Sastre, Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., 8, sect. B, Adansonia, 4 : 413, pl. 1, *1-8* (1986).

Ces deux espèces à feuilles à nervation reticulée sont endémiques des Guyanes. Elles se développent dans des milieux différents : galeries forestières pour *O. cardiosperma*, forêt ombrophile pour *O. cerebroidea* (SASTRE, 1986).

3. OURATEA Aublet sect. POLYOURATEA (Tieghem) Sastre, *stat. nov.*

— *Polyouratea* TIEGHEM, Ann. Sc. Nat. Bot., sér. 8, 16 : 268 (1902).
— *Gomphia* SCHREBER Div. *Leptoderma* ERHARD, Flora 16 : 253 (1849), *nom. illeg.*, *non* Div. *Xyloderma* ERHARD subdiv. *Leptoderma* ERHARD, Flora 16 : 251 (1849).

Inflorescence terminale ; fleurs à 5 sépales et 6-10 carpelles ; fruit à carpelles verticaux. 5 espèces.

ESPÈCE-TYPE : *Ouratea hexasperma* (A. St. Hil.) Baillon.

Clé des espèces

1. Torus globuleux.
   2. Arbuste de 1-4 m ; 5-8 carpelles ; torus conique....... *O. hexasperma* (A. St. Hil.) Baillon
   2'. Arbre de 10-20 m ; 8-10 carpelles ; torus hémisphérique.............. *O. polygyna* Engler

1'. Torus aplati.
   3. Torus = disque de ± 1 cm de diamètre .... *O. discophora* Ducke
   3'. Torus aplati de 3-5 mm de diamètre.
      4. Limbe de 14-25 × 5-10 cm ; pétiole long de 8-15 mm ; 8-10 carpelles ; torus mameloné... .... *O. decagyna* Maguire
      4'. Limbe de 6,5-14 × 2,5-4 cm ; pétiole long de 6-9 mm ; 6-8 carpelles ; torus digité .... *O. candollei* (Planchon) Tieghem

Ouratea hexasperma (A. St. Hil.) Baillon, Hist. Pl. 4 : 366 (1873).

— *Gomphia hexasperma* A. St. Hil., Fl. Bras. merid. 1 : 61 (1824).
— *Polyouratea hexasperma* (A. St. Hil.) Tieghem, Ann. Sc. Nat. Bot., sér. 8, 16 : 268 (1902).
— *Gomphia serratula* Pohl, Pl. Bras. 1 : 119, *tab. 181* (1828).
— *Polyouratea serratula* (Pohl) Tieghem, *l.c.* : 269 (1902).
— *Ouratea hexasperma* var. *planchonii* Engler, Fl. Brasil. 12 (2) : 321 (1876).
— *Polyouratea planchonii* (Engler) Tieghem, *l.c.* : 268 (1902).

Ouratea polygyna Engler, Fl. Brasil. 12 (2) : 342 (1876).

— *Polyouratea polygyna* (Engler) Tieghem, Ann. Sc. Nat. Bot., sér. 8, 16 : 269 (1876).

Ouratea discophora Ducke, Archiv. Inst. Biol. Veg. Rio 4 : 153 (1938).

Ouratea decagyna Maguire, Bull. Torrey Bot. Cl. 75 : 644 (1948).

Ouratea candollei (Planchon) Tieghem, Ann. Sc. Nat. Bot., sér. 8, 16 : 256 (1902).

— *Gomphia candollei* Planchon, Journ. Bot. 6 : 4 (1847).

Considérations taxonomiques.

Deux espèces (*O. hexasperma* et *O. polygyna*) possèdent des fruits à torus globuleux tandis que les autres ont des fruits à torus aplati, lobé ou digité, formant chez *O. discophora* un disque de près de 1 cm de diamètre (Fig. 4, *9, 10*).

O. hexasperma et *O. polygyna* se distinguent par :

— leur taille (respectivement arbuste de 1-3 m et arbre de 15-20 m) ;

— la taille des pièces florales avec respectivement : sépales (7 et 5 mm), pétales (8 et 5-6 mm), étamines (6 et 4 mm) ;

— le nombre de carpelles, 5-7 et 8-10 respectivement ;

— la forme du torus, grossièrement conique chez *O. hexasperma*, hémisphérique chez *O. polygyna*.

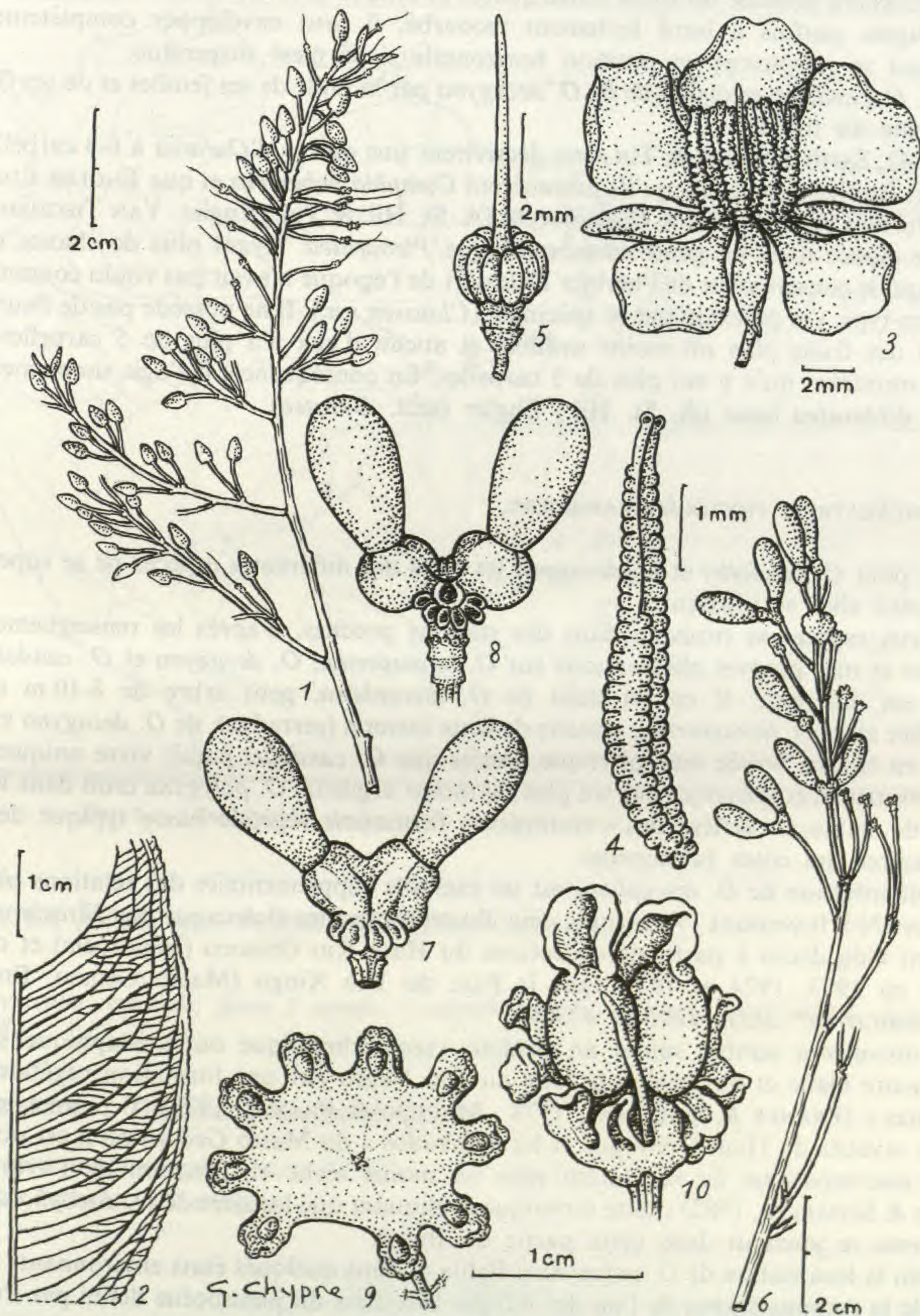


FIG. 4. — **Ouratea candollei : 1,** rameau florifère ; **2,** marge de la feuille (face inférieure) ; **3,** fleur ; **4,** étamine ; **5,** pistil ; **6,** rameau fructifère ; **7,** fruit. — **O. decagyna : 8,** fruit. — **O. discophora : 9, 10,** fruits. (1-5, *Prance 55671* ; 6, 7, *A. C. Smith 2730* ; 8, *Prance 20771* ; 9, 10, *Prance 15155*).

O. discophora possède un torus remarquable et unique chez les *Ochnaceae* (Fig. 4, *9, 10*). Souvent digité, parfois à bord fortement recourbé, il peut envelopper complètement les carpelles qui se retrouvent en position horizontale si ce n'est suspendue.

Enfin, *O. candollei* se distingue de *O. decagyna* par la taille de ses feuilles et de ses fleurs et par la forme du torus.

En 1842, Saint-Hilaire & Tulasne décrivirent une espèce d'*Ouratea* à 6-8 carpelles et à rameaux et feuilles pubescents qu'ils nommèrent *Gomphia pubescens* et que Engler situa dans le genre *Ouratea* sous le nom de *O. pubescens* (A. St. Hil. & Tul.) Engler. Van Tieghem (1902) situa cette espèce dans un genre monospécifique *Pleouratea*. Ayant plus de chance que cet auteur, à qui le conservateur de l'herbier Délessert de l'époque n'avait pas voulu communiquer le spécimen-type, j'ai pu examiner ce spécimen (*Claussen s.n.*). Il ne possède pas de fleurs, mais seulement des fruits plus ou moins avancés et aucun d'eux n'a plus de 5 carpelles ou de cicatrices montrant qu'il y eut plus de 5 carpelles. En conséquence, il s'agit simplement d'un spécimen d'*Ouratea nana* (A. St. Hil.) Engler (sect. *Ouratea*).

Considérations phytogéographiques.

Sauf pour *O. candollei* et *O. decagyna* les aires des différentes espèces ne se superposent pas, au plus elles se jouxtent.

Si deux espèces se trouvent dans des stations proches, d'après les renseignements des collecteurs et mes propres observations sur *O. hexasperma, O. decagyna* et *O. candollei*, leur écologie est différente. Il en est ainsi de *O. discophora*, petit arbre de 8-10 m en forêt caducifoliée et de *O. hexasperma*, arbuste de lieux ouverts (cerrados), de *O. decagyna* vivant en forêt ou en savane boisée mésophytique, tandis que *O. candollei* paraît vivre uniquement en milieu forestier hygrophytique sur sol plus ou moins argileux. *O. polygyna* croît dans les forêts côtières de Bahia en arrière des « restingas », formation végétale basse typique des sables alluvionnaires des côtes brésiliennes.

La distribution de *O. discophora* est un exemple supplémentaire des relations phytogéographiques N-S traversant l'Amazonie déjà illustrées chez les *Ochnaceae* par *Elvasia canescens* (Tieghem) Gilg décrit à partir de collections du Haut Rio Orinoco (Vénézuéla) et qui a été retrouvé en 1973, 1974 et 1979 dans le Parc du Rio Xingu (Matto Grosso, Brésil) par M. Emmerich (n^{os} *3851, 4201* et *4735*).

O. discophora semble suivre un couloir « sec » climatique ou/et édaphique sur sable alluvionnaire blanc et matérialisé le long du Rio Negro par une formation végétale appelée « campinas » (Prance & Schubart, 1978 ; Macedo & Prance, 1978). Il permet le contact entre les savanes du Haut Orénoque et les « cerrados » du Matto Grosso où il est possible de trouver une mosaïque de végétation plus ou moins sèche en fonction de l'hydrographie (Prance & Schaller, 1982) ; cette mosaïque expliquant que les aires de *O. discophora* et de *O. hexasperma* se jouxtent dans cette partie du Brésil.

Enfin la localisation de *O. polygyna* à Bahia et dans quelques états environnants plaide en faveur de la reconnaissance de l'un des refuges forestiers du pleistocène défini par Prance en 1982. Chez les *Ochnaceae* les liaisons entre Bahia et l'aire guyano-amazonienne sont nombreuses comme je l'ai montré en 1987. Du reste ces relations existent aussi chez d'autres familles comme les *Apocynaceae* (Allorge, 1985).

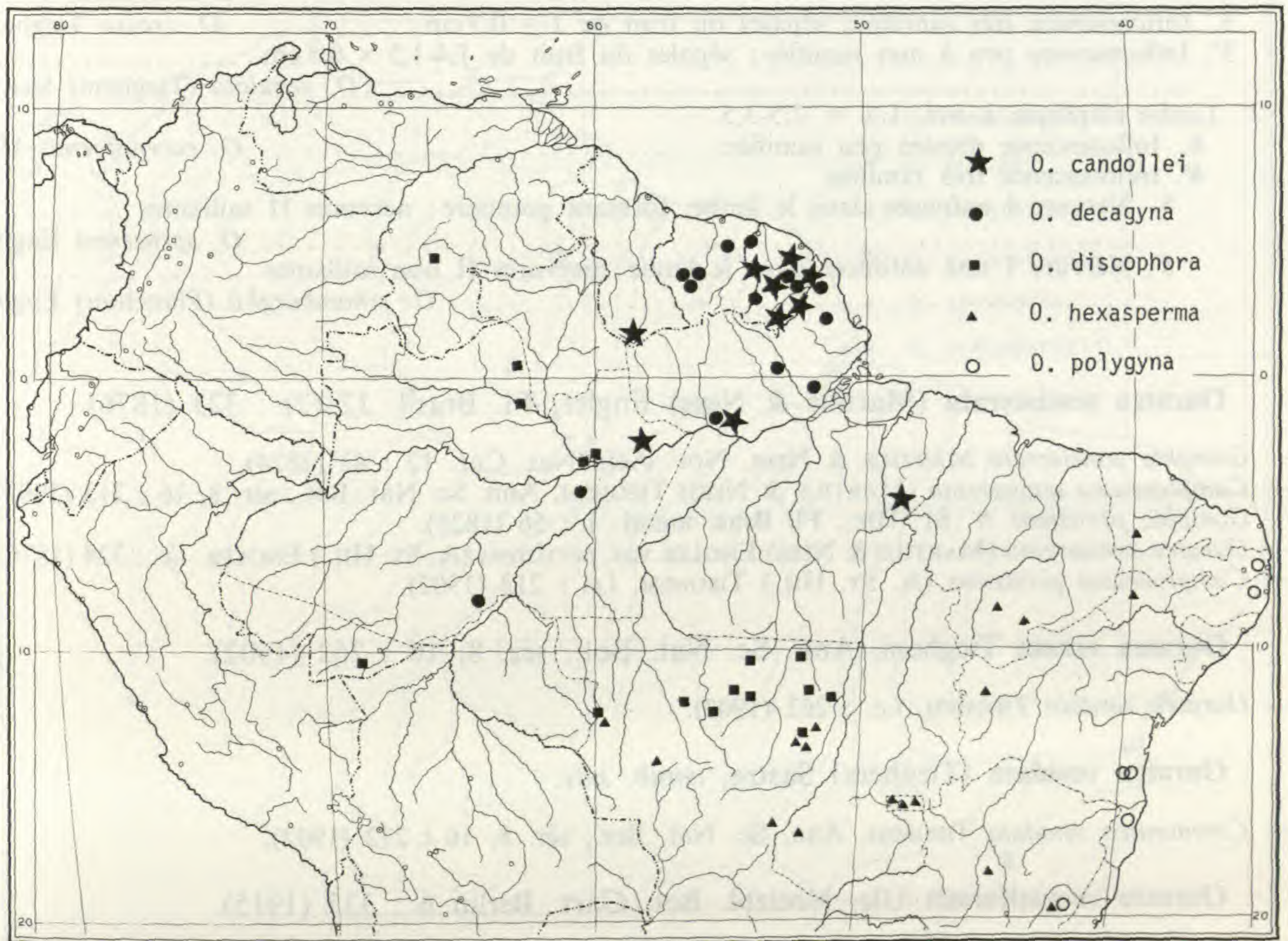


FIG. 5. — Distribution géographique des espèces de la section *Polyouratea*.

4. OURATEA Aublet sect. PERSISTENS Sastre, *sect. nov.*

Inflorescentia terminale, flores 5 sepalis, 5 carpellis, fructus 5 sepalis persistentibus, 1-3 carpellis verticalibus.

ESPÈCE-TYPE : *Ouratea spruceana* Engler.

Inflorescence terminale ; fleurs à 5 sépales et 5 carpelles ; fruits à 5 sépales persistants et 1-3 carpelles verticaux. 6 espèces.

CLÉ DES ESPÈCES

1. Limbe denté-serreté .... *O. semiserrata* (Mart. & Nees) Engler
1'. Limbe légèrement denté ou entier.
  2. Limbe oblong à subcirculaire, L/l = 1,5-2,5.

3. Inflorescence très ramifiée ; sépales du fruit de 1 × 0,3 cm .... *O. crassa* Tieghem
3'. Inflorescence peu à non ramifiée ; sépales du fruit de 1,4-1,5 × 0,5 cm .... *O. venulata* (Tieghem) Sastre
2'. Limbe elliptique à ové, L/l = 2,5-3,5.
4. Inflorescence dressée peu ramifiée .... *O. racemiformis* Ule
4'. Inflorescence très ramifiée.
5. Nervure I enfoncée dans le limbe, formant gouttière ; nervures II saillantes .... *O. spruceana* Engler
5'. Nervure I non enfoncée dans le limbe ; nervures II non saillantes .... *O. schomburgkii* (Planchon) Engler

Ouratea semiserrata (Martius & Nees) Engler, Fl. Brasil. 12 (2) : 323 (1876).

— *Gomphia semiserrata* MARTIUS & NEES, Nov. Acta Nat. Cur. 12 : 42 (1824).
— *Camptouratea semiserrata* (MARTIUS & NEES) TIEGHEM, Ann. Sc. Nat. Bot., sér. 8, 16 : 213 (1902).
— *Gomphia persistens* A. ST. HIL., Fl. Bras. merid. 1 : 56 (1825).
— *Ouratea semiserrata* (MARTIUS & NEES) ENGLER var. *persistens* (A. ST. HIL.) ENGLER, *l.c.* : 324 (1876).
— *Camptouratea persistens* (A. ST. HIL.) TIEGHEM, *l.c.* : 212 (1902).

Ouratea crassa Tieghem, Ann. Sc. Nat. Bot., sér. 8, 16 : 262 (1902).

— *Ouratea cordata* TIEGHEM, *l.c.* : 262 (1902).

Ouratea venulata (Tieghem) Sastre, *comb. nov.*

— *Cercouratea venulata* TIEGHEM, Ann. Sc. Nat. Bot., sér. 8, 16 : 272 (1902).

Ouratea racemiformis Ule, Notizbl. Bot. Gart. Berlin 6 : 335 (1915).

Ouratea spruceana Engler, Fl. Brasil. 12 (2) : 337 (1876).

Ouratea schomburgkii (Planchon) Engler, *l.c.* : 333 (1876).

— *Gomphia schomburgkii* PLANCHON, *in* HOOK. Journ. Bot. 6 : 21 (1847).
— *Cercouratea schomburgkii* (PLANCHON) TIEGHEM, *l.c.* : 276 (1902).

CONSIDÉRATIONS TAXONOMIQUES ET PHYTOGÉOGRAPHIQUES.

Les espèces de cette section avec leurs fruits à calice persistant se rapprochent des *Campylospermum* Tieghem de l'Ancien Monde.

Sur la figure 6, nous constatons la présence de deux groupes d'espèces :

— l'un guyano-amazonien avec *O. spruceana* dont l'aire recouvre largement le bassin amazonien avec une station en Guyana, *O. racemiformis* à aire plus restreinte et *O. schomburgkii* endémique des Guyanes (Guyane et Suriname) ;

— l'autre ouest-brésilien, avec *O. semiserrata*, endémique des montagnes situées au nord de Diamantina (Minas Geraes), *O. crassa* et *O. venulata*, endémiques des restingas de l'état de Bahia.

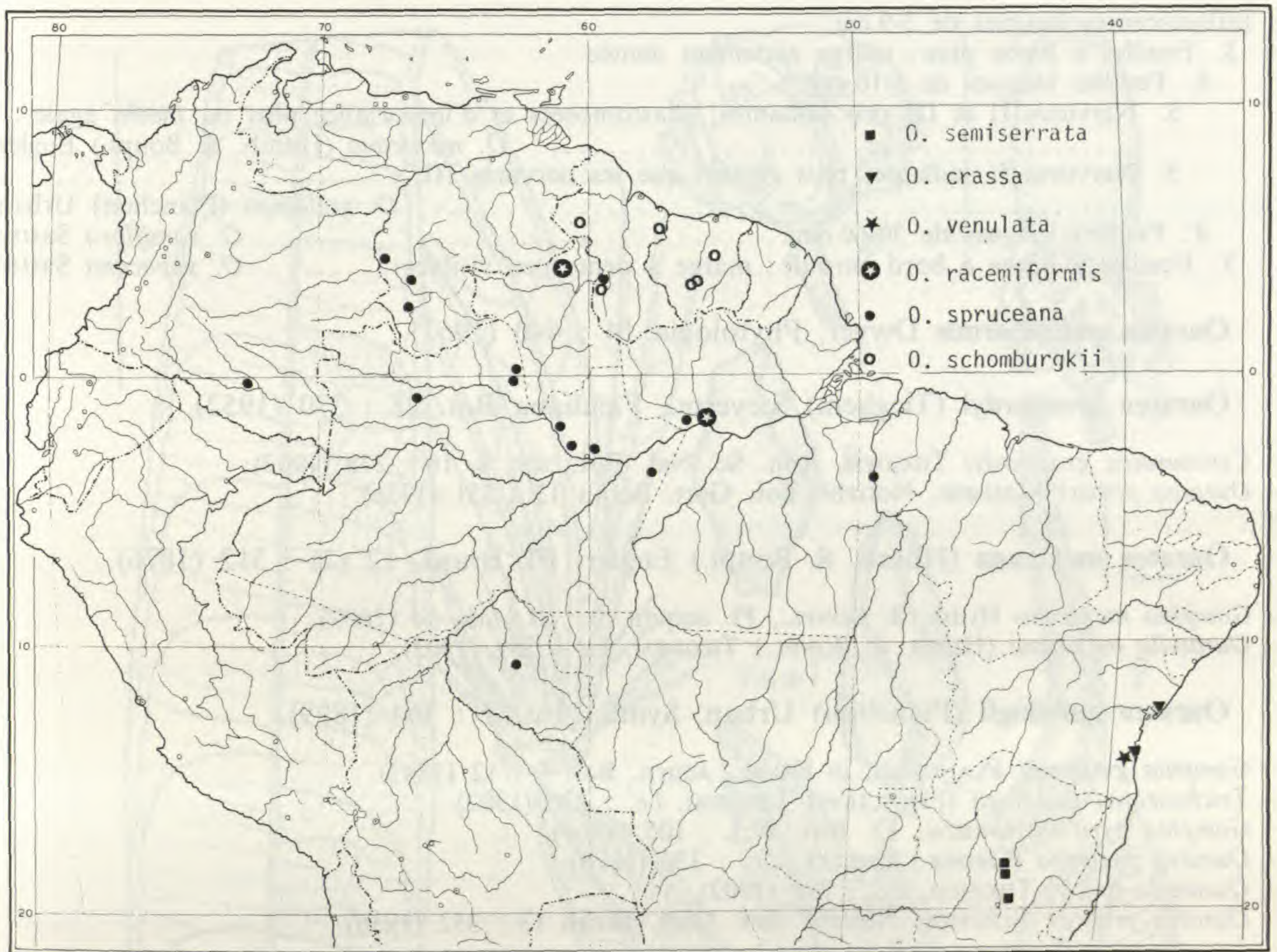


FIG. 6. — Distribution géographique des espèces de la section **Persistens**.

5. OURATEA Aublet sect. OURATELLA (Tieghem) Sastre, *stat. nov.*

— *Ouratella* TIEGHEM, Ann. Sc. Nat. Bot., sér. 8, 16 : 289 (1902).

Inflorescence axillaire, rarement terminale ; fleurs à 5 sépales et 5 carpelles ; fruits à carpelles verticaux. 6 espèces dont 1 nouvelle.

ESPÈCE-TYPE : *Ouratea mexicana* (Humb. & Bonpl.) Engler.

CLÉ DES ESPÈCES

1. Inflorescences longues de 10-30 cm.
   2. Feuilles longues de 10-20 cm .... *O. patelliformis* Dwyer
   2'. Feuilles longues de 5-9 cm .... *O. grosourdyi* (Tieghem) Steyerm.

1'. Inflorescences longues de 3-9 cm.
3. Feuilles à limbe plan ; marge nettement dentée.
4. Feuilles longues de 5-10 cm.
5. Nervures II et III peu saillantes, anastomosées et d'importance plus ou moins égale .. .. *O. mexicana* (Humb. & Bonpl.) Engler
5'. Nervures II saillantes plus grosses que les nervures III .... *O. guildingii* (Planchon) Urban
4'. Feuilles longues de 30-60 cm .... *O. ramiflora* Sastre
3'. Feuilles à limbe à bord enroulé ; marge à dents peu visibles .... *O. yapacana* Sastre

Ouratea patelliformis Dwyer, Phytologia 14 : 440 (1967).

Ouratea grosourdyi (Tieghem) Steyerm., Fieldiana Bot. 28 : 370 (1952).

— *Cercouratea grosourdyi* TIEGHEM, Ann. Sc. Nat. Bot., sér. 8, 16 : 278 (1902).
— *Ouratea pittieri* SLEUMER, Notizbl. Bot. Gart. Berlin 13 : 351 (1936).

Ouratea mexicana (Humb. & Bonpl.) Engler, Fl. Brasil. 12 (2) : 312 (1876).

— *Gomphia mexicana* HUMB. & BONPL., Pl. aequin. 2 : 21, *tab. 84* (1809).
— *Ouratella mexicana* (HUMB. & BONPL.) TIEGHEM, *l.c.* : 289 (1902).

Ouratea guildingii (Planchon) Urban, Symb. Ant. 1 : 364 (1899).

— *Gomphia guildingii* PLANCHON, *in* HOOK., Journ. Bot. 6 : 12 (1847).
— *Trichouratea guildingii* (PLANCHON) TIEGHEM, *l.c.* : 236 (1902).
— *Gomphia pyrifolia* GRISEB., Fl. Brit. W.I. : 105 (1864).
— *Ouratea pyrifolia* (GRISEB.) ENGLER, *l.c.* : 320 (1876).
— *Ouratella finlayi* TIEGHEM, *l.c.* : 290 (1902).
— *Ouratea proecox* SLEUMER, Notizbl. Bot. Gart. Berlin 13 : 352 (1936).

Ouratea ramiflora Sastre, *sp. nov.* — Fig. 7, *1-5*.

A. O mexicana, *foliae 30-60 × 3,5-6,5 cm (nec 4-9 × 2-3 cm), nec costa deficienti, carpophoro pagine superiore reticulatibus, differt.*

Frutex vel arbor, 2-7 m alta. Folia petiolo crasso 1-1,5 cm longo, lamina coriacea 30-60 × 3,5-6,5 cm oblonga, basi attenuatissima, margine denticulata, apice acuminata, nervo principali pagine inferiore prominentibus, nerviis secundaris arcuatis pagine inferiore prominentibus. Inflorescentia ramiflora 6-10 cm longa, bractae triangulares coriaceae 8 mm altae, 3 mm base. Flore pedunculis 6-8 mm longis, sepala 5, coriacea, 7 × 4 mm, ovata, nerviis paralelis prominentibus, petala 5, membranacea, 8 × 5 mm, elliptica, stamina 10, sessilia, 4 mm longa, carpella 5. Fructus ex 1-3 carpellis ovalis, 1 cm longis, 0,5 cm latis, carpophorum hemisphericum 1 cm diam. pagine superiore reticulatibus.

TYPE : *Cid, Ramos & Mota 1427*, Brésil, Est. Para, Mun. Oriximina, rio Trombetas, margem direita, estrada de Mineração Santa Patricia, ramal 22 ; Mata de terra firme, solo argiloso, 10.7.1980, fr. (holo-, P ; iso-, INPA, NY).

PARATYPE REMARQUABLE : *Amaral, Silva, Monteiro, Lima, Brako Reese & Dibben 1315*, Brésil, Est. Para, Mun. Itaituba, estrada Santarem-Cuiaba, BR 163, km 1227, com penetracão de ± 5 km dentro da mata, margeando o igarapé do Lauro ; 5°55' S, 55°40' W ; Mata alta de terra firme, solo argiloso, 19.5.1983, fl. (INPA, NY).

Arbuste à petit arbre de 2-7 m de hauteur. Feuilles à pétiole épais et de 1-1,5 cm de longueur, à limbe coriace obové de 30-60 × 3,5-6,5 cm, à base atténuée presque récurrente, à

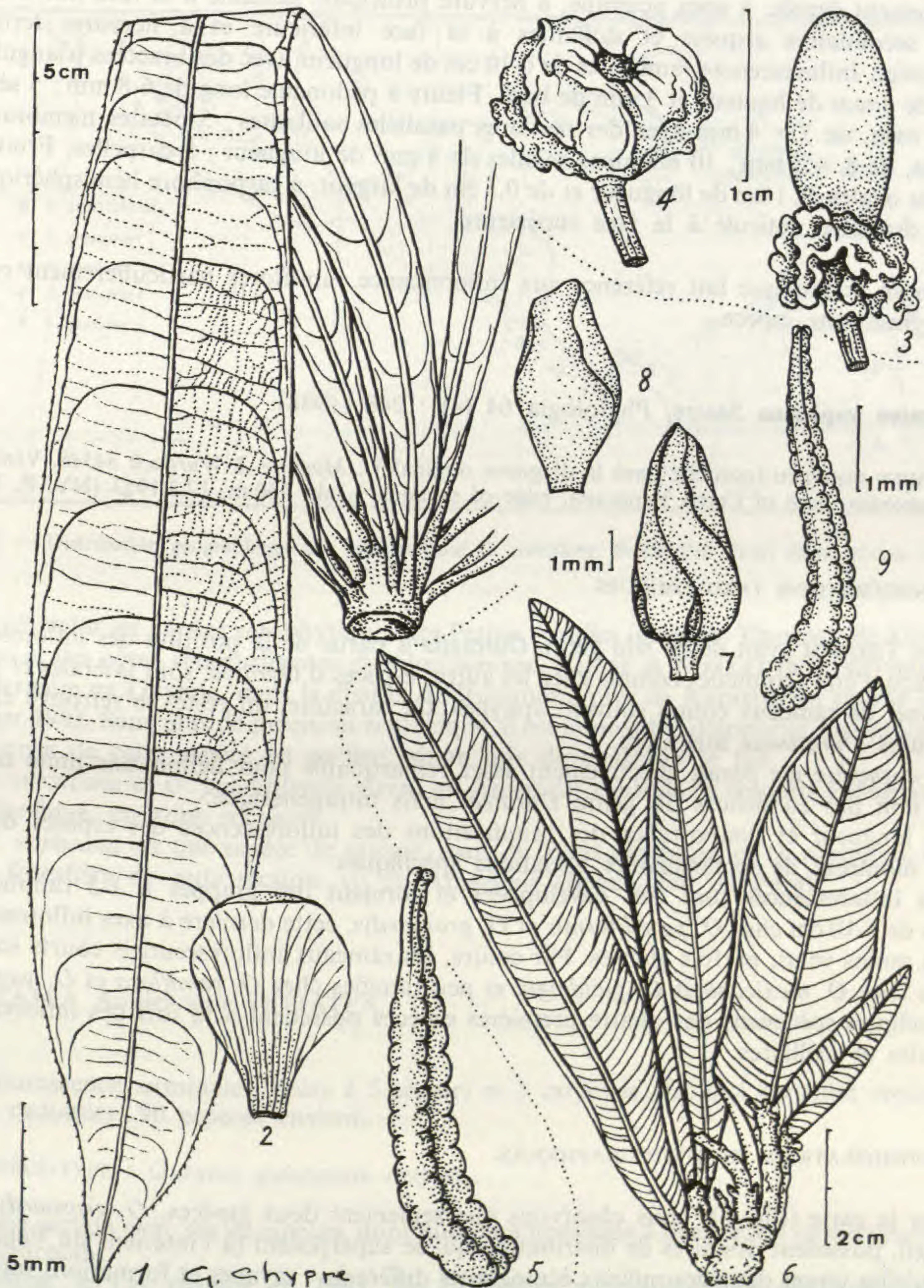


FIG. 7. — **Ouratea ramiflora : 1,** feuille ; **2,** pétale ; **3,** fruit complet ; **4,** torus sans carpelle (face supérieure) ; **5,** étamine. — **O. yapacana : 6,** feuilles et restes d'inflorescence ; **7,** pétales en place ; **8,** pétale isolé ; **9,** étamine. (1, 2, 5, *Amaral et al. 1315* ; 3, 4, *Cid. et al. 1427* ; 6-9, *Steyermark & Bunting 103236*). 5 et 9 à la même échelle.

marge finement dentée, à apex acuminé, à nervure principale saillante à la face inférieure, à nervures secondaires arquées et saillantes à la face inférieure et à nervures tertiaires anastomosées. Inflorescences ramiflores de 6-10 cm de longueur avec des bractées triangulaires coriaces de 8 mm de hauteur et 3 mm de base. Fleurs à pédoncule long de 6-8 mm ; 5 sépales coriaces, ovés, de 7 × 4 mm avec des nervures parallèles saillantes ; 5 pétales membraneux, elliptiques, de 8 × 5 mm ; 10 étamines sessiles de 4 mm de longueur ; 5 carpelles. Fruit à 1-3 carpelles ovales de 1 cm de longueur et de 0,5 cm de largeur, à carpophore hémisphérique de 1 cm de diamètre, réticulé à la face supérieure.

Le nom scientifique fait référence aux inflorescence ramiflores particulièrement remarquables chez cette espèce.

Ouratea yapacana Sastre, Phytologia 64 (4) : 248 (1988).

SPÉCIMEN NOUVEAU (non cité dans la diagnose originale) : *Maguire & Wurdack 34548*, Vénézuéla, Terr. Amazonas, base of Cerro Yapacana, edge of savanne 3, alt. 150 m, 17.3.1953 (NY, P, VEN).

CONSIDÉRATIONS TAXONOMIQUES.

VAN TIEGHEM avait défini son genre *Ouratella* à partir de la position des inflorescences qui, au lieu d'être terminales comme chez les autres espèces d'*Ouratea*, sont latérales et situées au sommet de rameaux courts souvent aphylles. Ce caractère, du reste, se retrouve chez de nombreuses *Ouratineae* africaines.

Ce caractère me paraît effectivement assez remarquable pour définir une unité taxonomique, non pas en dehors du genre *Ouratea*, mais intragénérique.

La longueur et l'importance des ramifications des inflorescences des espèces de cette section montrent de remarquables variations spécifiques.

Les inflorescences sont très développées et forment des grappes à 1-3 ramifications longues de 5-10 cm chez *O. patelliformis* et *O. grosourdyi*, cette dernière à axes inflorescentiels plus ou moins velus, parfois glabres. Par contre, les rameaux inflorescentiels courts sont très ramifiés chez *O. mexicana* et *O. guildingii*, et peu ramifiés chez *O. ramiflora* et *O. yapacana*.

Quelques spécimens des quatre premières espèces possèdent à la fois des inflorescences terminales et axillaires.

CONSIDÉRATIONS PHYTOGÉOGRAPHIQUES.

Sur la carte (Fig. 8), nous observons que seulement deux espèces, *O. grosourdyi* et *O. guildingii*, possèdent des aires de distribution qui se superposent (à l'intérieur du Vénézuéla), bien qu'elles vivent dans des milieux écologiques différents : savanes et formations ouvertes à tendances marécageuses pour *O. grosourdyi*, forêt sèche souvent décidues, sur affleurements rocheux pour *O. guildingii*. L'aire de la première espèce ne sort pas du territoire vénézuélien depuis la côte jusqu'à la partie inférieure de la vallée de l'Orénoque, tandis que l'aire de *O.*



FIG. 8. — Distribution géographique des espèces (sauf *O. ramiflora*, Brésil, Est. Para) de la section *Ouratella*.

guildingii inclut les parties xérophytiques des Petites Antilles (et de St. Thomas), de Trinidad et Tobago et des côtes vénézuéliennes et colombiennes. KNAPP & MALLET (nº *2768*) ont récolté cette dernière en Guyana, dans le district de Rupununi, près de Karasbai en savane sèche, le 2 janvier 1982. Sans plus de précision écologique, il est impossible d'apporter une explication à la présence de cette espèce en ce lieu, sinon que de constater le fait.

O. mexicana et *O. patelliformis* vivent en Amérique centrale (y compris Panama), sur la côte Pacifique, en zone rocheuse.

O. yapacana est une espèce de savane, mais du Haut Orénoque et *O. ramiflora*, la seule espèce forestière de cette section, vit en Amazonie (Brésil, Est. do Para).

6. OURATEA Aublet sect. OURATEA.

Inflorescence terminale ; fleurs à 5 sépales et 5 carpelles ; fruits à carpelles verticaux et sépales caduques. 90 espèces environ.

ESPÈCE-TYPE : *Ouratea guianensis* Aublet.

Cette section avec ses 90 espèces, dont plusieurs nouvelles à décrire, est numériquement la plus importante.

Comme je l'ai montré en 1987, les caractères morphologiques distinctifs les plus importants se situent au niveau de la feuille : taille, forme, marge à dents plus ou moins développées, nervation ; autant de caractères qui devraient permettre la distinction de sous-sections. C'est un des axes de mes recherches en cours.

BIBLIOGRAPHIE

ADANSON, H., 1763. — *Famille des plantes*, 640 p., Paris.

ALLORGE, L., 1985. — Distribution, relations et intérêt biogéographique des Tabernaemontanoideae (Apocynaceae) dans la région néotropicale. *C. R. Soc. Biogéogr.* 61 : 137-155.

AUBLET, F., 1775. — *Histoire des plantes de la Guyane française* 1 : 1-261, Paris.

CANDOLLE (DE), A.-P., 1811. — Monographie des Ochnacées et des Simaroubacées. *Ann. Mus. Hist. Nat.* 17 : 398-425.

CANDOLLE (DE), A.-P., 1824. — Ochnaceae, *in Prodomus* 1 : 735-740.

DWYER, J. D., 1943. — Kaieteuria, a new genus of the Ochnaceae. *Bull. Torrey Bot. Club* 70 : 50-52.

ENGLER, A., 1876. — Ochnaceae, *in* MARTIUS, *Fl. Brasil.* 12 (2) : 301-332, pl. 62-77, Monachii.

ERHARD, I., 1849. — Synopsis specierum Gomphiae Schreb. (Familia Ochnacearum DC. Decandria monogynia L.) in America meridionali hus usque lectarum. *Flora* 32 : 241-254.

FARRON, C., 1963. — Contribution à la taxonomie des Ourateae Engler (Ochnacées). *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* 73 : 196-217.

FARRON, C., 1968. — Contribution à la taxonomie des Ourateae Engler (Ochnaceae) d'Afrique. *Candollea* 23 : 177-228.

FARRON, C., 1985. — Les Ouratinae (Ochnaceae) d'Afrique continentale. Cartes de distribution et clés de détermination de tous les genres et espèces. *Bot. Helv.* 95 : 59-72.

GILG, E., 1895. — Ochnaceae. *Naturl. Pflanzen.* 3 (6) : 131-153.

GILG, E., 1925. — Ochnaceae. *Naturl. Pflanzen.* 2 (21) : 53-87.

JUSSIEU (DE), A. L., 1789. — *Genera plantarum*. 498 p., Parisiis.

KANIS, A., 1968. — A revision of the Ochnaceae of the Indo-Pacific area. *Blumea* 16 : 1-82.

MACEDO, M. & PRANCE, G. T., 1978. — Notes on the vegetation of Amazonia II. The dispersal of plants in Amazonian white sand campinas : the campinas as functional islands. *Brittonia* 30 : 203-215.

PLANCHON, J. E., 1846-47. — Sur le genre Godoya et ses analogues. *In* HOOKER, *London Journ. Bot.* 5 : 584-600, 644-656 ; 6 : 1-31.

PRANCE, G. T., 1982. — Forest refuges : evidence from woody angiosperms. *In* G. T. PRANCE, *Biological Diversification in the Tropics*, p. 137-158, Columbia University Press, New York.

PRANCE, G. T. & SCHUBART, H. O. R., 1978. — Notes on the vegetation of Amazonia 1. A preliminary note on the origin of the open white sand campinas of the lower Rio Negro. *Brittonia* 30 : 60-63.

PRANCE, G. T. & SCHALLER, G. B., 1982. — Preliminary study of some vegetation types on the pantanal, Mato Grosso, Brazil. *Brittonia* 34 : 228-251.

SAINT-HILAIRE (DE), & TULASNE, L., 1842. — Gomphia pubescens sp. nov. *Ann. Sc. Nat. Bot*, 2[e] sér., 17 : 137-138.

SANDWITH, N. Y. & MAGUIRE, B., 1948. — *In* MAGUIRE, Plant explorations in Guiana in 1944, chiefly to the Tafelberg and the Kaiteur plateau 6. *Bull. Torrey Bot. Club* 75 : 633-671.

SASTRE, C., 1971. — Distribution géographique des espèces de Sauvagesia L. *C. R. Soc. Biogéogr.* 421 : 47-59.

SASTRE, C., 1986. — Cinq espèces nouvelles d'Ouratea Aublet (Ochnaceae) des Guyanes. *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, 4[e] sér., 8, sect. B, *Adansonia*, n° 4 : 413-422.

SASTRE, C., 1987. — Considérations phytogéographiques sur les Ochnacées guyanaises. *C. R. Soc. Biogéogr.* 63 : 89-97.

SASTRE, C., 1988. — Species novae generis Ouratea Aublet (Ochnaceae). *Phytologia* 64 (4) : 247-248.

STEYERMARK, H., 1986. — Speciation and Endemism in the Flora of the Venezuelan Tepuis. *In High Altitude Sub Trop.* : 317-372, Oxford Univ. Press.

TIEGHEM (VAN), P., 1902. — Sur les Ochnacées. *Ann. Sc. Nat. Bot.*, sér. 8, 16 : 161-416.

ADDENDA

Page 51. — Spécimens nouveaux d'**Ouratea articulata** non cités dans la description originale et originaires du Vénézuéla, Est. Bolivar, Gran Sabana : *Sastre et al. 8495*, carretera al Monte Roraima, 7 km de Chirimata, alt. 1150 m, en rocas de arenisca, 5.4.1988 (P, VEN) ; *Sastre et al. 8503*, 1 km del Salto Kama Meru, via Santa Elena de Uairen, alt. 1100 m, 5.4.1988 (P, VEN) ; *Sastre et al. 8521*, 8 km de Santa Teresita de Kavanayen, alt. 1080 m, 7.4.1988 (P, VEN).

Page 52. — Autre synonyme d'**Ouratea thyrsoidea** Engler :

— *Ouratea densiflora* SPRUCE ex TIEGHEM, Ann. Sc. Nat. Bot., sér. 8, 16 : 259 (1902).

Page 55. — Autres synonymes d'**Ouratea cardiosperma** (DC.) Engler :

— *Gomphia surinamensis* PLANCHON, *in* HOOK., London Journ. Bot. 6 : 13 (1847).
— *Diouratea surinamensis* (PLANCHON) TIEGHEM, Ann. Sc. Nat. Bot., sér. 8, 16 : 229 (1902).
— *Ouratea surinamensis* (PLANCHON) WEHLBURG, *in* PULLE, Fl. Surin. 3 : 337 (1941).
— *Ouratea subscandens* (PLANCHON) ENGLER var. *surinamensis* (PLANCHON) ENGLER, Fl. Brasil. 12 (2) : 323 (1876).

Page 55. — Commentaires au sujet de la section *Cardiocarpae*.

Pour VAN TIEGHEM le genre *Diouratea* renfermait trois espèces guyanaises : *D. cardiosperma, D. surinamensis* et *D. sculpta* Tieghem. Si les deux premiers binômes sont, comme nous l'avons vu, synonymes d'*Ouratea cardiosperma*, par contre le 3e binôme concerne une espèce distincte dont il convient de faire la nouvelle combinaison suivante :

Ouratea sculpta (Tieghem) Sastre, *comb. nov.*

— *Diouratea sculpta* TIEGHEM, Ann. Sc. Nat. Bot., sér. 8, 16 : 229 (1902).

De plus, ses fruits actuellement bien connus sont typiques de la section *Ouratea*. Cette espèce, comme *O. impressa* (Tieghem) Lemée, possède des feuilles à nervures secondaires et tertiaires anastomosées, caractère se retrouvant donc à la fois chez les espèces de la section *Cardiocarpae* et chez quelques espèces de la section *Ouratea*.

Turner B. L., 1985. — Species novae generis Oyedaea Auctor (Compositae). Phytologia 58 (4) : 243-248.
Steyermark, J., 1986. — Speciation and Endemism in the Flora of the Venezuelan Tepuis. In High Altitude Trop. Biogeogr. : 317-373. Oxford Univ. Press.
Thomas-Stahl P., 1962. — Sur les Oyedaea. Ann. Fl. Bot. Bot., sér. 4, 19 : 181-416.

ADDENDA

Page 47. — Spécimens étudiés d'Oyedaea verbesinoides supplémentaires : Venezuela, Est. Bolívar, Gran Sabana : Santa Elena de Uairén, Km. 3 (Steyermark & al. 1962), au sommet de Cerro Bolívar (Stergios et al. 2001 ; Gentry et al. 1983, 1 km de San Ignacio, alt. 1100 m, pente de Chimantá, 5,5 km (P. VEN) ; Steyermark et al. 1981, 3 km de Santa Elena, alt. 1200 m, sur Sierra de Lema (P. VEN) ; Gentry et al. 8342, 6 km de Santa Elena de Uairén, alt. 1000 m, 14 Jan. 1988 (P, VEN).

Page 52. — Autres synonymes d'Oyedaea verbesinoides Engler.

Wedelia (*Wedelia*) *ovata* ex Engler, Ann. Sc. Nat. Bot., sér. 4, 17 : 126 (1862).

Page 53. — Autres synonymes d'Oyedaea cordatimerama (DC.) Engler

Oyedaea cordatimerama (Francisco) Engler, Linnaea Engl. Bot. 6 : 41 (1878).
Oyedaea cordatimerama (Francisco) Thomas, Ann. Sc. Nat. Bot., sér. 4, 19 : 220 (1862).
Oyedaea cordatimerama (Francisco) Wedd., in Engler, *Fl. Bras.* 6 (3) : 205 (1884).
Oyedaea cordatimerama (Francisco) Thomas ex Engler, in Engler, *Bot. Jahrb.* 13 (2) : 121 (1891).

Page 55. — Commentaires au sujet de la section *Cardiophyllae*.

Dans VAN THIEGHEM, le genre *Oyedaea* renferme trois espèces : *O. verbesinoides*, *O. cordatimerama* et *O. ovata* Engler. Si les deux premières espèces sont rapprochées dans le groupe des *Cardiophyllae*, ce sont deux espèces différentes, caractérisées par des feuilles cordées et un akène dilaté dans le contexte de *Cardiophyllae*.

Oyedaea ovalifolia (Triana) Steyerm. comb. nov.

— Basionyme : *Wedelia ovalifolia* Triana, Ann. Sc. Nat. Bot., sér. 4, 16 : 229 (1862).

De plus, les études effectuées pour l'élaboration de la révision *Oyedaea* ont montré que l'espèce *Oyedaea ovalifolia* (Triana) devait être rattachée à ce genre par ses caractères anatomiques, caractère de l'involucre et de l'akène, et peut se placer dans la section *Oyedaea*, ainsi que quelques espèces de la section *Grandes*.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4ᵉ sér., **10**, 1988,
section B, *Adansonia*, nº 1 : 69-76

New Combinations in the genus *Helmiopsiella (Sterculiaceae)*

L. BARNETT

Summary. — Two species of *Dombeya*, and the single species ascribed to *Dendroleandria* are transferred to the genus *Helmiopsiella (Sterculiaceae)*. The new combinations *H. ctenostegia* (Hochr.) L. Barnett, *H. poissonii* (Arènes) Capuron ex L. Barnett, and *H. leandrii* (Hochr.) L. Barnett are presented. A map and key to the four species of *Helmiopsiella* are provided.

Résumé. — Deux espèces de *Dombeya*, et la seule espèce de *Dendroleandria* sont tranférées au genre *Helmiopsiella (Sterculiaceae)*. Les combinaisons nouvelles *H. ctenostegia* (Hochr.) L. Barnett, *H. poissonii* (Arènes) Capuron ex L. Barnett, et *H. leandrii* (Hochr.) L. Barnett sont établies. Une carte de répartition et une clé de détermination des quatre espèces sont présentées.

Lisa Barnett, Department of Botany, University of Texas, Austin, Texas 78713 U.S.A. Present address : *New York Botanical Garden, Bronx, New York 10458, U.S.A.*

Helmiopsiella Arènes, previously known by the single species, *H. madagascariensis* Arènes, is endemic to Madagascar. This genus, together with *Nesogordonia* Baillon (14 species in Madagascar ; 3 species in Africa), and *Helmiopsis* Perrier (8 species in Madagascar), constitute the tribe *Helmiopsideae* Arènes of the *Sterculiaceae*. Although the distinctiveness of the *Helmiopsideae* from the *Dombeyeae* is doubtful (BARNETT, 1987), *Helmiopsiella* is nevertheless most closely related to *Helmiopsis*, with which it shares caducous epicalyx bracts, fusion of stamens and staminodes into a short annulus, a single style, apically-winged seeds, and loculicidal, more or less woody capsules. *Helmiopsiella* differs from *Helmiopsis* principally in bearing staminodes opposite the sepals rather than opposite the petals, an indumentum of stellate scales or hairs rather than peltate or fimbriate scales, lack of nectariferous tissue versus nectariferous tissue on the calyx and/or petals, and villous locules of the ovary, with the hairs detaching as the fruit develops, as opposed to locules that are glabrous in all stages of flowering and fruiting.

Examination of fruiting specimens of Malagasy *Sterculiaceae* reveals that three additional species should be transferred to *Helmiopsiella*. They possess the distinctive fruit of that genus : a somewhat woody, conical, loculicidal capsule with hairs in the axis of the locules that detach at dehiscence, and they also have apically-winged seeds. These three additional species include two species of *Dombeya, D. ctenostegia* Hochr. and *D. poissonii* Arènes, and *Dendroleandria leandrii* (Hochr.) Arènes, the sole member of the latter genus.

HELMIOPSIELLA Arènes

Bull. Mus. Nat. Hist. Nat., Paris, 2[e] sér., 28 (1) : 150 (1956) ; Fl. Madag. 131 : 110 (1959).
— *Dendroleandria* ARÈNES, Mém. Inst. Sci. Mad., sér. B, 7 : 66 (1956) ; Fl. Madag. 131 : 152 (1959). Type : *D. leandrii* (Hochr.) Arènes.
— *Dombeya* sect. *Paracheirolaena* HOCHR., Candollea 3 : 13 (1926) ; ARÈNES, Candollea 16 : 296 (1958) ; Fl. Madag. 131 : 230 (1959). Type : *D. ctenostegia* Hochr.

The generic names *Dendroleandria* and *Helmiopsiella* were both published in 1956. The printers' date is " 11-5-1956 " for *Helmiopsiella*, and that for *Dendroleandria* is the " 4[e] trimestre 1956 ". Therefore, when the two names are treated as synonyms, *Helmiopsiella* has priority.

Large shrubs or tree, to 25 m in height. Young stems and leaves bearing an indumentum of stellate scales or stellate hairs, usually glabrescent in age. Leaves ovate, apex acute, base cordate ; margins crenate to crenulate (entire to serrulate in *Helmiopsiella ctenostegia*), palmately 3-7-veined, veins raised below.

Inflorescence terminal of axillary, 1-3-flowered cymes or many-flowered paniculate cymes, peduncles and pedicels glabrescent or with a dense indumentum of stellate hairs and scales. Epicalyx of 3, entire of fimbriate to pinnatilobed bracts, in a single whorl immediately subtending the flower or dispersed along the length of the pedicel, usually caducous. Sepals 5, sometimes persistent in fruit. Petals 5, yellow, usually caducous. Androecium monadelphous, of 15-60 stamens, fused at least basally with 5 antisepalous staminodes. Anthers linear, dorsifixed ; connective broad, sometimes prolonged at the apex. Gynoecium 5-10 carpellate ; locules villous toward the axis and along the future lines of dehiscence, hairs failling free as the fruit matures ; ovules 2-3 per locule, ascending ; style simple, 5-10-fid at the apex.

Fruit capsular, woody, conical to pyriform, loculicidal ; carpel walls glabrous when mature ; seeds 1-3 per carpel, seed wing apical.

TYPE-SPECIES : *Helmiopsiella madagascariensis* Arènes.

DISTRIBUTION : *Helmiopsiella* is found in the Domaine du Sud and Domaine de l'Ouest, including the secteur nord, of HUMBERT (1965), (Figure 1). *Helmiopsiella poissonii* is known only from the Anosiravo summit, a calcareous peak in the Montagne des Français Massif of the extreme north, near Diégo-Suarez. *Helmiopsiella leandrii* is known from scattered localities in the northwestern calcareous plateaus (" Tsingy ") north of the Tsiribihina River. Further south, *H. ctenostegia* occurs in forests between Tsiribihina and the Mangoky Rivers. The range of *H. madagascariensis*, principally in the Domaine du Sud, extends south from the Fiherenana Valley as far east as Behara near Ambovombe. There is also a single, isolated collection of this last species from the vicinity of Ihosy.

The western-southwestern distribution of *Helmiopsiella*, with a disjunct element in the northwest is an uncommon pattern shared with a few other plant genera in Madagascar, including *Delonix* Raf. and *Bauhinia* L. (both *Caesalpiniaceae*), *Adansonia* L. (*Bombacaceae*), and *Uncarina* (Baillon) Stapf (*Pedaliaceae*). This pattern is referred to as " pan-occidental " by KOECHLIN et al. (1974). HUMBERT (1965) also noted the occurrence of related plants in disjunct

calcareous regions of both the extreme north and south of the island. He suggested that the occurrence of taxa such as *Tetrapterocarpon geayi* Humbert (*Caesalpiniaceae*) in the Domaine du Sud and in the secteur nord of the Domaine de l'Ouest may be evidence that the disjunct calcareous substrates of western Madagascar were at one time continuous. The occurrence of *H. poissonii* in the extreme north, with its closest relatives in isolated calcareous zones throughout the Domaine de l'Ouest and Domaine du Sud appears to illustrate this same phenomenon.

All species of *Helmiopsiella* occur predominantly on limestone, although collections also have been reported on sand *(H. ctenostegia* and *H. madagascariensis)*, laterite *(H. leandrii)*, and gneiss *(H. madagascariensis)*. Most *Helmiopsiella* species are found from sea level to approximately 500 m ; *H. poissonii* consistently has been found near 350 m altitude ; *H. madagascariensis* occurs from sea level to 500 m, with one collection from Ihosy at 650 m.

Key to Species of Helmiopsiella

1. Leaf margins serrulate ; inflorescences many-flowered paniculate cymes ; dense, wooly pubescence covering the leaf undersurfaces, calyces, peduncles, and pedicels ; petals 1 cm or less in length . ... 1. *H. ctenostegia*

1'. Leaf margins crenate to crenulate ; inflorescences 1-3-flowered cymes ; sparse pubescence on the leaf undersurfaces, calyces, peduncles, and pedicels ; petals 2 cm or more in length.

2. Gynoecia 5-carpellate ; scars from the fallen epicalyx bracts in a single whorl immediately subtending the flower or fruit .... 2. *H. poissonii*

2'. Gynoecia (6-)7-10-carpellate ; scars from the fallen epicalyx bracts dispersed along the length of the pedicel several millimeters below the flower or fruit.

3. Stamens 15-25 ; gynoecia usually 7-8-carpellate (rarely 6- or 10-carpellate) ; sepals and petals caducous .... 3. *H. madagascariensis*

3'. Stamens 40-60 ; gynoecia 10-carpellate ; sepals and sometimes petals persistent in fruit..... .... 4. *H. leandrii*

1. **Helmiopsiella ctenostegia** (Hochr.) L. Barnett, *comb. nov.*

— *Dombeya ctenostegia* Hochr., Candollea 3 : 98 (1926) ; Arènes, Candollea 16 : 296 (1958) ; Fl. Madag. 131 : 230 (1959).

Type : *Perrier de la Bâthie 1425* (lecto-, P, here designated ; isolecto-, P).

The lectotype is the more complete of the two specimens of *Perrier 1425* deposited at Paris.

This species was segregated by both Hochreutiner (1926) and Arènes (1958, 1959) as the only member of *Dombeya* section *Paracheirolaena* because of its pinnatilobed epicalyx bracts (said to be reminiscent of those of *Cheirolaena* Benth.), as well as its unusual inflorescence, especially large number of stamens, and absence of nectariferous tissue. Although Arènes did observe specimens in fruit, as evidence by his description in the *Flore*, he apparently did not associate the capsule with that of *Helmiopsiella*. Fruits of the collection he examined *(Service Forestier 5302-SF)*, are not-well developed, and the seeds are malformed or

abortive with reduced wings. Had ARÈNES seen the typical winged seeds of *H. ctenostegia*, I presume that he would have recognized the correct generic affinity of the species.

Helmiopsiella ctenostegia is the most distinctive member of the genus for several reasons. Dense, persistent pubescence covers the undersurfaces of leaves, the calyces, the peduncles, and the pedicels. All other species are glabrescent. The leaves are minutely serrulate, with secondary and tertiary veins culminating in tiny marginal teeth, as opposed to the crenate margins with vein endings inconspicuous, usually terminating the lobes or in the sinuses between lobes in the other three species. The cymose inflorescence is of complex structure and many-flowered ; the main axis is terminal, although additional paracladia arise from the upper leaf axils, with more distal paracladia being subtended by fugacious bracts. The corollas are comparatively small, to 1 cm in length. The epicalyx bracts are deeply pinnatifid, whereas those of the other three species are entire, or occasionally fimbriate in *H. leandrii*. In addition, the anthers are shorter and the filaments longer and narrower than in other species of the genus ; therefore the stamens do not appear laminar, as they tend to appear in other species of *Helmiopsiella*.

Helmiopsiella ctenostegia is a tree (5)15-25 m in height. The main inflorescence axis, like that of *H. madagascariensis* and *H. leandrii*, is terminal. Stamens are 40-45 in number, and the gynoecium is 5-carpellate. Sepals are persistent in fruit. The capsule is externally pubescent and strongly 5-costulate, 11-17 mm long and 11-19 mm wide. Seeds are solitary or paired in each locule, and measure ca. 4 × 2 mm ; the membranous wings are ca. 9 × 4 mm.

COMMON NAMES : Halampo *(Service Forestier 15850-SF)* ; Kivozy *(Service Forestier 15797-SF)* ; Latabarika *(Service Forestier 5302-SF)*.

MATERIAL EXAMINED : *Capuron 28917-SF*, forêt d'Andranomena-Marofandilia (Morondava), 28-29.XI.1969 (P) ; *Capuron 29126-SF*, Menabe : partie sud de la forêt de Marofindilia (*sic*) (Morondava), aux environs de Bekonazy, sur sables hygromorphiques, 30.III.1970 (P) ; *Perrier 1425*, bords de la rivière Hopy entre Andranomavo et Itampitso (Ambongo), V.1902 (P) ; *Service Forestier 5302-SF*, Tsimitia (Morondava), 24.V.1952 (P) ; *Service Forestier 15797-SF*, Ampansanovy (?)-Ankazoabo, 12.IV.1956 (P) ; *Service Forestier 15850-SF*, Betsipotika-Morondava, 24.III.1956 (P).

2. **Helmiopsiella poissonii** (Arènes) Capuron ex L. Barnett, *comb. nov.*

— *Dombeya poissoni* ARÈNES, Candollea 16 : 284 (1958) ; Fl. Madag. 131 : 201 (1959).

TYPE : *Poisson 88* (holo-, P).

This species conforms unmistakably to *Helmiopsiella* in its capsule and seed morphologies, floral morphology, and vestiture. It would have been an incongruous addition to *Helmiopsiella sensu* ARÈNES because of its 5-carpellate, rather than 7-8-carpellate gynoecium, its axillary inflorescences, and its sepals persistent in fruit. Nonetheless, these characters occur in other species of *Helmiopsiella* as here construed.

Helmiopsiella poissonii is a large shrub or tree 5-7 mm height. The species is characterized by the combination of very large (2.5-3.2 cm long), showy petals and 5-carpellate ovary. Flowers are solitary in the leaf axils, the exclusively axillary peduncles being unique in the genus. The 15 stamens are somewhat laminar in appearance because of their short filaments

and broad connectives. The only collection of fully mature material *(Capuron 20105-SF)* indicates that the fruit, like that of *H. madagascariensis*, is externally glabrescent at the time of dehiscence. The capsule is 16-23 × 17-20 mm ; seeds are 2(-3) per locule, superposed, 8-10 × 3-4 mm, bearing short wings ca. 8 × 4 mm.

CAPURON's annotation of herbarium material demonstrates that he also recognized this plant as a species of *Helmiopsiella*. However, the new combinations remained unpublished, and therefore is validated here.

MATERIAL EXAMINED : *Capuron 20105-SF*, massif calcaire de la Montagne des Français, 26.XI.1958 (BR, K, P, TEF) ; *Capuron 20353-SF*, massif de la Montagne des Français, sommet de l'Anosivaro, à l'est de Diégo-Suarez vers 350 m d'alt., 7.XI.1961 (TEF) ; *Capuron 20915-SF*, massif calcaire de la Montagne des Français, sommet d'Anosiravo, 13.III.1962 (P, TEF) ; *Capuron 28740-SF*, Montagne des Français, calcaires du sommet de l'Anosivaro, 2.II.1969 (TEF) ; *Poisson 88*, Montagne des Français. 7.I.1917 (P).

3. **Helmiopsiella madagascariensis** Arènes

Bull. Mus. Nat. Hist. Nat., Paris, 2e sér., 28 (1) : 150 (1956) ; Fl. Madag. 131 : 110 (1959).

TYPE : *Decary 3788* (lecto-, here designated, P ; isolecto-, P).

Four sheets of the type collection are deposited in the herbarium of the Muséum National d'Histoire Naturelle in Paris (P) ; the sheet with the most ample material has been chosen as the lectotype.

This species is easily distinguished from other species of *Helmiopsiella* by its usually 7-8-carpellate gynoecium, 15-25 stamens, and narrower, more elongate leaves. The 1-3-flowered cymes may be terminal or axillary. As in *H. ctenostegia*, the main axis is terminal, with additional paracladia in the upper leaf axils or in the axils of lateral inflorescence bracts. The stamens are somewhat laminar in appearance. *Helmiopsiella madagascariensis* is a shrub or small tree 3-6(-12) m in height. It has a broad geographic range in southwestern Madagascar, and has been collected many times in the vicinity of Tulear, where it is locally common in the dry, spiny forest of that region.

The collection from the vicinity Ihosy *(Capuron 22619-SF)* is unusual. It is disjunct from the main range of the species by approximately 200 km. The leaf margins are more finely crenulate than those of other specimens. The gynoecium varies from 6-carpellate to 10-carpellate, and the pistil vestiture is persistent on the developing capsule. Unfortunately, there is insufficient material from this locality to determine whether the variation concerned is populational in nature and thus deserving of varietal status, or is simply an atypical individual.

COMMON NAMES : Belelo *(Service Forestier 12689-SF)* ; Selivato *(Service Forestier 5297-SF)* ; Sely *(Service Forestier 4979-SF)* ; Yala (Tandroy Dialect) *(Rakotoson 10765-SF, Service Forestier 25836-SF)*.

MATERIAL EXAMINED : *Barnett et al. 504, 505, 506, 507*, R.N. 7, 90 km NE of Tulear, 25.III.1985 (MO, TAN, TEX) ; *Barnett et al. 508*, 57.2 km NE of Marine Research Station, Tulear, on R.N. 7, 26.III.1985 (MO, TAN, TEX) ; *Bosser 14270*, environs de Tulear, III.1960 (K, P, TAN) ; *Capuron 514*, route de Tulear-Sakaraha km 44, 23.II.1949 (P) ; *Capuron 6937-SF*, bush, sur calcaires, aux environs de la Table

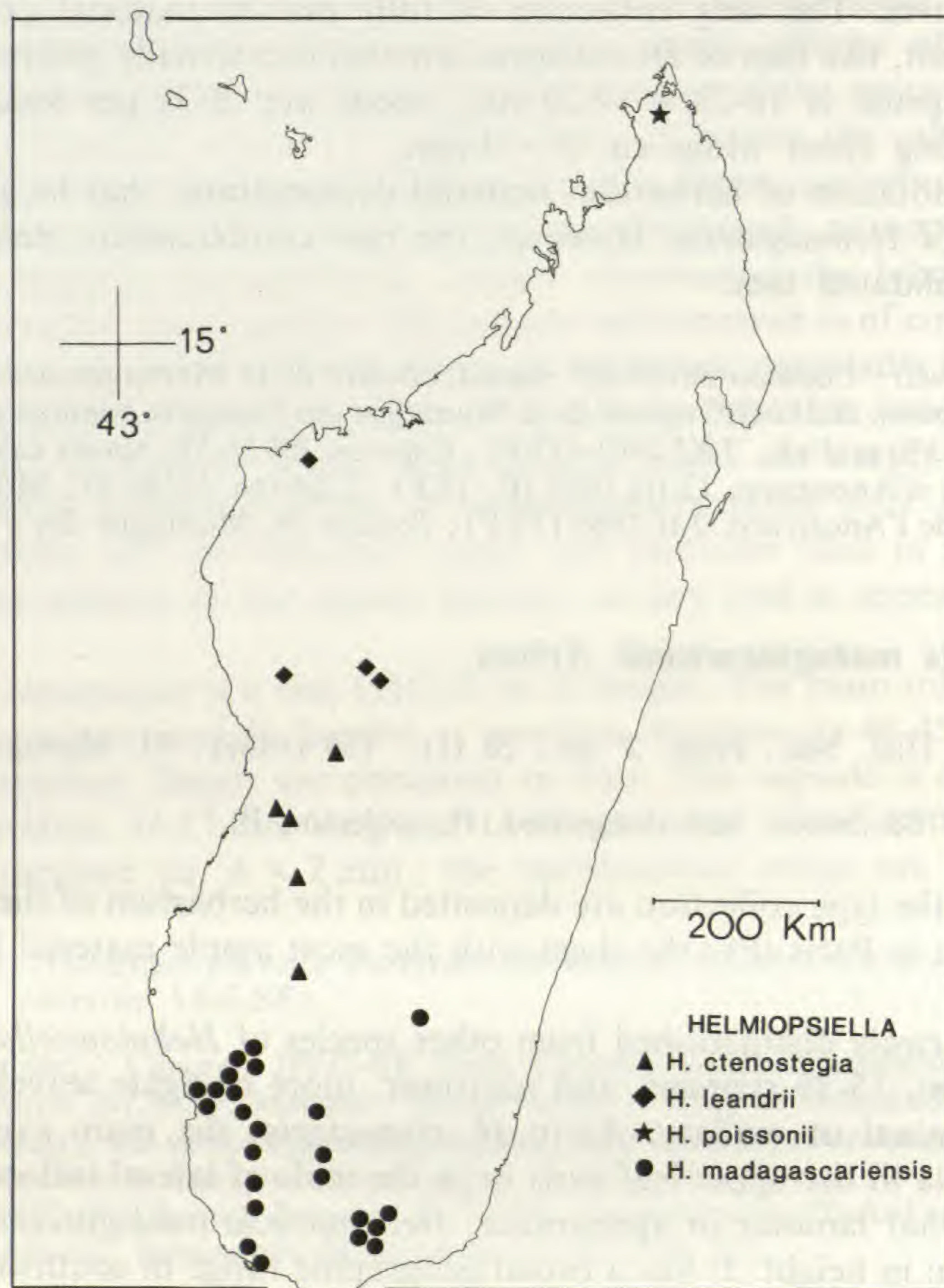


FIG. 1. — Distribution of **Helmiopsiella** species in Madagascar.

(Tulear), IV.1953 (P) ; *Capuron 11693-SF*, bush, aux environs d'Ambia, au Nord d'Antanimora, XI.1955 (P) ; *Capuron 11878-SF*, bush, sur calcaires, au Nord de Bevoalavo (Basse Menarandra), III.1955 (P) ; *Capuron 18625-SF*, bush, sur calcaire, aux environs de Belofy (P.K. 35-40 de la route Tulear-Sakaraha), 27.VI.1958 (P) ; *Capuron 22492-SF*, bush dégradé, entre Antanimora et la vallée de l'Ikonda (sur la piste d'Imanombo), 24.I.1963 (P) ; *Capuron 22619-SF*, forêts tropophylles, dans le bassin de la Menarahaka, près du carrefour des routes d'Ihosy à Ivohibe et Lakora, vers 650 m d'alt. (MO, P) ; *Capuron 24137-SF*, bush de transition avec la forêt tropophylle sur la piste de Maromiandra (Tulear) au Plateau de Mikoboka, 1.VI.1965 (P) ; *Capuron 27941-SF*, formations de transitions entre le bush et la forêt tropophylle, vers le P.K. 48 de la route Tulear-Sakaraha, 8-12.XI.1967 (P) ; *Chauvet 8*, environs de Tulear-bas de la Table, 14.I.1961 (P) ; *Chauvet 99*, P.K. 18, route Tulear-Tananarive, 16.V.1961 (P) ; *Chauvet 124*, km 25 route Tulear à Tananarive, 20.X.1961 (P) ; *Croat 30, 953*, Prov. Tulear, 8-16 km E of Tulear on road to Tananarive, forested slopes, elev. 50 m, 7.II.1975 (MO) ; *Decary 3788*, Ambovombe-Antanimora, sur les gneiss, s.d. (P) ; *Decary 8855*, Antanimora, Dist. Ambovombe, 28.IV.1931 (BR, K, P, TAN) ; *Dequaire 27590*, colline aux environs de Tulear, thalweg près du Fiherenana, alt. 50 m, 13.III.1953 (P) ; *Dorr et al. 4111*, Route Nationale 7, 35.6 km E of Tulear, spiny forest of calcareous plateau, 21.III.1985 (MO, TAN) ; *Herb. Sta. Agr. lac. Alaotra 27590*, s.d. (TAN) ; *Homolle 1586*, Tulear, 1946

(P) ; *Humbert 14351*, vallée du Fiherenana, à 30-35 km en amont de Tulear, coteaux calcaires, rive droite, bush xérophile, alt. ca. 300 m, III.1934 (BR, K, P, TAN) ; *Humbert 20728*, plateau calcaire (jurassique) à l'Ouest de Betioky, alt. 300 m, 17.II.1947 (P) ; *Humbert 28863*, environs d'Antanimora (Androy), bush xérophile sur terrains cristallins, alt. 200-500 m, s.d. (P) ; *Humbert 29556*, forêt de Beandro, à 55-60 km au N.E. de Tulear, forêt tropophyle sur calcaire et sables, alt. 200-250 m, 25.III.1955 (P) ; *Humbert & Capuron 28830*, environs d'Antanimora (Androy), bush xérophile sur terrains cristallins, alt. 200-500 m, 6-9.II.1955 (BR, K, P, TAN) ; *Humbert & Capuron 29375*, vers l'embouchure de la Menarandra, de Bevoalava à Andazondranto, bush xérophile sur calcaire, alt. 1-150 m, s.d. (A, P) ; *Keraudren 735*, route Tulear à Tongobory dans bush calcaire avant l'Onilahy, III.1960 (P) ; *Keraudren 807*, plateau calcaire mahafaly à 3 km au S-SW de Beomby (ouest d'Edjeda (*sic*)), III.1960 (P) ; *Keraudren 1366*, environs de Tulear, sur plateau calcaire à 40 km le long de la route, II.1962 (P) ; *Mabberley 950*, Km 20-22, N 7 Tulear-Ihosy, alt. 120 m, 14.IV.1971 (EA, FHO, K, MO, P) ; *Mabberley 987*, P.K. 897, N 7, near Andranavory, alt. 400 m, 15-16.IV.1971 (K) ; *Mabberley 1002*, (FHO, K) ; *Montagnac 119, 129*, S.O. Madagascar, s.d. (P) ; *Morat 2442*, bush calcaire, Bezaha, Tongobory, II.1967 (P, TAN) ; *Morat 4352*, calcaire du plateau Mahafaly au N.O. de Edjeda (*sic*) I.1974 (TAN) ; *Peltier 2934*, Befely (*sic*) Tulear, 19.II.1961 (P, TAN) ; *Perrier de la Bâthie 19228-SF*, 300 m alt., au N de Fohirenana (*sic*), Plateau de Bara, III.1933 (P) ; *Poisson 509*, collines calcaires au-dessus de Miary et du bas Fiherenana, 26.IV.1922 (P) ; *Rakotoson 10765-SF*, Ankilivalo, Dist. Fort Dauphin, 19.II.1960 (P) ; *Ramarokato 5042*, Behara, Dist. Androy, 22.II.1953 (P, TAN) ; *Reserves Naturelles 4979 RN*, Tulear, Km 65, route de Tananarive, 2.V.1952 (TAN) ; *Service Forestier 509-SF*, environs de la montagne de la Table ; 23.II.1949 (P) ; *Service Forestier 4979-SF*, route Tulear-Tananarive, P.K. 65, 2.V.1952 (P) ; *Service Forestier 5297-SF*, forêt Ambararatra poste Antanimora Dist. Androy, 22.IV.1952 (P, TAN) ; *Service Forestier 9907-SF*, route Antanimora-Ambia (Ambovombe), 8.V.1954 (P) ; *Service Forestier 10295-SF*, Belio-Bekily, 15.V.1954 (P) ; *Service Forestier 12689-SF*, vallée de l'Onilahy, près de Maroamalo, Ambohimahavelona, Tulear, 15.II.1955 (P) ; *Service Forestier 25836-SF*, Ankaranbo-Sud, Canton et District Bekily, 12.I.1966 (P).

4. **Helmiopsiella leandrii** (Hochr.) L. Barnett, *comb. nov.*

— *Ruizia leandrii* Hochr., Arch. Sci., Lausanne 1 : 413 (1948).
— *Dendroleandria leandrii* (Hochr.) Arènes, Mém. Inst. Sci. Mad., sér. B, 7 : 65 (1956) ; Fl. Madag. 131 : 152 (1959).

Type : *Leandri 995* (lecto-, here designated, P ; isolecto-, P).

The lectotype of *Ruizia leandrii* Hochr. is the sheet in the Paris herbarium annotated by Hochreutiner, " Ruizia leandrii Hochr. sp. nov. det. Hochreutiner 1948 ". No material of this collection is deposited in Geneva, where Hochreutiner worked.

This species was first ascribed to the genus *Ruizia* Jacq. because of its 10-carpellate ovary. (*Ruizia*, a genus endemic to Réunion, is also 10-carpellate. It differs from *Helmiopsiella* and most other *Dombeyeae* in lacking staminodes and in being heterophyllous, with greatly dissected to palmately lobed juvenile leaves). Thinking the androecium was unique in being triseriate, Arènes (1956) described the genus *Dendroleandria* to accomodate the species. Although the fruit was unknown when *Dendroleandria* was described, fruiting material collected since *(Randriamiera 8634 RN)* has provided new information about the correct placement of this species.

With respect to *Dendroleandria*, it is difficult to interpret what Arènes intented when he described the androecium as being " 3-seriate ". The androecium is monadelphous, composed of stamens and staminodes fused in a single column, although one series of stamens branches midway along the length of the column. The staminodes appear to be separate from the androecial column at early stages of floral development and therefore, may have been

interpreted as a separate androecial whorl. However, the staminodes in older flowers, i.e. those at anthesis, clearly are fused with the staminal column.

A fringe-like structure appears in the illustration that ARÈNES published (1956, Fig. 1, *6* ; 1959, Fig. XXXVI, *6*) of the androecium, although this structure is not discussed in the text. It is not known whether this fringe constitutes one of the " tri-seriate " units ascribed to the androecium. Furthermore, it has not been possible to determine the identity of the structure, as I have not been able to locate it in any flowers. In older flowers of *Helmiopsiella leandrii*, the anthers of the androecial whorl occasionally fall off, leaving a series of filaments fused at the base and free at the apex. This series of naked filaments is fringe-like in appearance and may be the source of the structure in the illustration.

Helmiopsiella leandrii is a tree 5-10 m in height. The inflorescences are axillary and terminal, with several one-flowered, short peduncles clustered at the apices of the branches. Margins of the epicalyx bracts are entire or may be slightly fimbriate *(Cremers 3802)*. The stamens range from 40-60 in number, and appear somewhat laminar because of their elongate, linear anthers. The gynoecium is 10-carpellate, and the stigmatic surfaces are broad and conspicuously papillate. The fruit is ca. 27 mm long and ca. 15 mm wide. The seeds are paired in each locule, superposed, and measure ca. 4 × 2 mm, each bearing a wing ca. 10 × 4 mm.

MATERIAL EXAMINED : *Cremers 3802*, Tsingy du Bemaraha (Est Antsalova), 4.II.1975 (P, TAN) ; *Leandri 995*, Nord d'Antsalova, collines latéritiques, s.d., (P) ; *Leandri 1045*, Tsingy de Bemaraha (9ᵉ Réserve), rochers calcaires alt. 200 m, lisières entre Antsiaraza et Trano P(assage), 27.II.1933 (P) ; *Randriamiera 8634-RN*, Canton Andranomava, District Soalala, 5.II.1965 (P, TAN, TEF).

COMMON NAME : Varo *(Randriamiera 8634-RN)*.

ACKNOWLEDGMENTS : This work was supported by National Science Foundation (U.S.A.) Grant BSR-8414032. I thank the curators and technical staff at BR, FHO, G, K, MO, P, TAN, and TEF. Thanks are due M. R. CHEEK, L. J. DORR, and P. A. FRYXELL for assistance and advice.

LITERATURE CITED

ARÈNES, J., 1956. — Contributions à l'étude des Sterculiacées de Madagascar. IX. *Dendroleandria* g. n. madagascariensis. *Mém. Inst. Sci. Mad.*, sér. B, 7 : 65-67.

ARÈNES, J., 1958. — Les Dombeya de Madagascar et des Comores. *Candollea* 16 : 247-449.

ARÈNES, J., 1959. — Sterculiacées (Sterculiaceae). Flore de Madagascar et des Comores, 131ᵉ Famille. Firmin-Didot et Cie, Paris, 537 p.

BARNETT, L. C., 1987. — Tribal realignment of certain paleotropical Sterculiaceae. *Amer. J. Bot.* 74 (5) : 724.

HOCHREUTINER, B. P. G., 1926. — Monographie des Dombeya de Madagascar. *Candollea* 3 : 5-120.

HUMBERT, H., 1965. — Description des types de végétation. *In* H. HUMBERT & G. COURS DARNE (éds.). Notice de la carte. Madagascar. *Travaux de la Section Scientifique et Technique de l'Institut Français de Pondichéry*. Hors série n° 6, 162 p. + carte.

KOECHLIN, J., GUILLAUMET, J.-L. & MORAT, P., 1974. — *Flore et végétation de Madagascar*. J. CRAMER (ed.), Vaduz, 687 p.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **10**, 1988,
section B, *Adansonia*, n° 1 : 77-88

Second type pollinique dans le genre *Caesalpinia*. Nouvelles données sur l'évolution dans la tribu des *Caesalpinieae*

S. Senesse

Résumé. — L'étude des grains de pollen de *Denisophytum madagascariense* R. Viguier et de *Caesalpinia antsiranensis* R. Capuron justifie la mise en synonymie du genre *Denisophytum*. La position de l'espèce conservée, au sein du genre et de la tribu des *Caesalpinieae*, est discutée. Mise en évidence de relations entre les groupes *Caesalpinia* et *Dimorphandra*.

Summary. — A study of the pollen characters of *Denisophytum madagascariense* R. Viguier and *Caesalpinia antsiranensis* R. Capuron suggests that they are conspecific, the correct name being *C. madagascariensis*. The phyletic position of this species is discussed. The links between *Caesalpinia* and *Dimorphandra* groups are shown.

Suzanne Senesse, Laboratoire de Palynologie, UA 327 C.N.R.S., Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Place E. Bataillon, 34060 Montpellier cedex, France.

Le genre malgache *Denisophytum* et son unique espèce *D. madagascariense* ont été décrits par R. Viguier, les diagnoses n'ayant été publiées qu'à titre posthume, en 1948, à l'initiative du Prof. H. Humbert (Viguier, 1948).

Viguier ne disposait que d'un échantillon récolté par Perrier de la Bâthie, le type *(PB. 4147*, P) dont l'appareil végétatif est incomplètement développé. Nous trouvons néanmoins dans les diagnoses : feuilles paripennées.

En 1967, R. Capuron décrit l'espèce malgache *Caesalpinia antsiranensis* d'après trois échantillons à feuilles bipennées (*CAP. 22990, 23240 bis, 22939-SF*, P), et en établit la diagnose. Par la suite, remarquant vraisemblablement la grande similitude de son matériel avec celui de Viguier, Capuron réunit dans l'herbier du Muséum de Paris les échantillons se rapportant aux deux taxons, mais sans publier la synonymie.

Dans la littérature, on constate que *Denisophytum* n'est pas cité par Schulze-Menz en 1964 et que Hutchinson, la même année, le fait apparaître dans son « groupe 2 », le genre *Caesalpinia* trouvant sa place dans le « groupe 5 ». Un classement très éloigné des deux taxons est également obtenu par Pettigrew & Watson en 1977 dans leur analyse des caractères par un programme informatique. Le qualificatif des feuilles « penné » *(Denisophytum)* ou « bipenné » *(Caesalpinia)*, utilisé dans les clefs dichotomiques, est responsable de ces résultats. Heywood en 1971 ne classe le genre dans aucune des tribus des *Caesalpinioideae*. Allen & Allen (1981) l'incluent dans leur liste alphabétique des Légumineuses. La même année

POLHILL & VIDAL font entrer *Denisophytum* dans le genre *Caesalpinia* mais sans justification. Il est vrai que, du point de vue strictement macromorphologique, l'ensemble de ce matériel non épineux, avec feuilles bipennées à folioles opposées sur trois échantillons, sépales imbriqués, fleurs jaunes légèrement zygomorphes, ovaire glabre à stigmate tronqué et fruits déhiscents, oriente avec force le systématicien vers certaines espèces du genre *Caesalpinia*. Le stade de développement encore juvénile des rameaux de l'échantillon de VIGUIER est sans doute à l'origine de la prudence des macromorphologistes.

L'utilisation des données palynologiques permet d'écarter toute ambiguïté et de mettre en valeur, une fois de plus, l'intérêt de cette discipline en systématique. Bien que le matériel ait été peu abondant, le pollen de chacune des deux espèces a été étudié en microscopies optique et électronique à balayage.

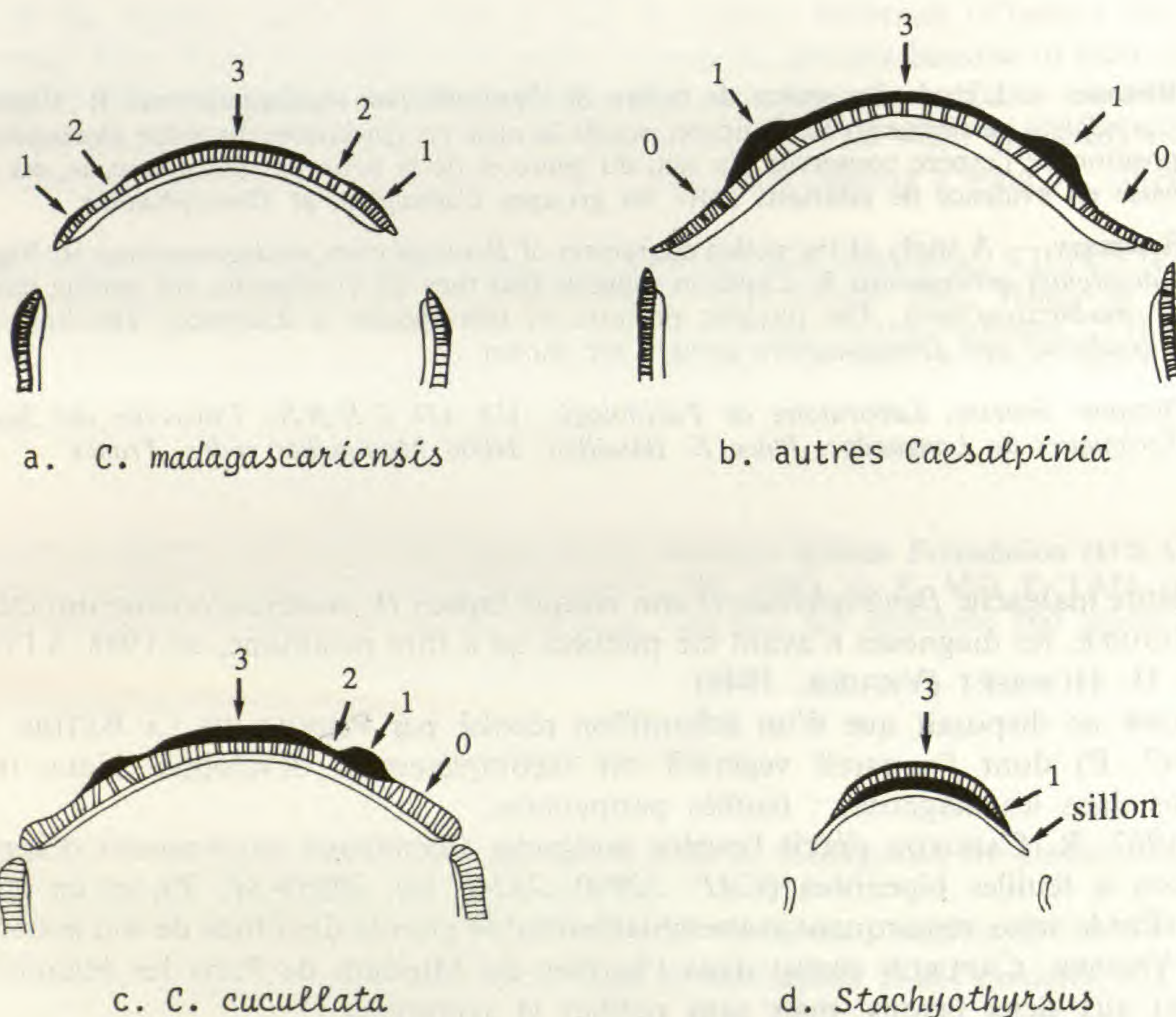


FIG. 1. — Coupes optiques équatoriales (× 1000). Les mailles et perforations du tectum n'ont pas été représentées. **a**, **b**, **c** : tectum en noir, nexine en blanc ; **d** : tectum et foot-layer en noir, endexine en blanc.

Les échantillons *PB. 4147* et *CAP. 22939-SF* possèdent tous deux un pollen longiaxe, tricolporé, finement réticulé avec une diminution progressive du nombre et du diamètre des mailles vers le pôle et vers les sillons où se constituent les marges. Ces dernières, de type simple (SENESSE, 1980 : 408), pourvues d'un tectum pratiquement complet avec de très petites

perforations, entourent les sillons longs et étroits. On observe, en outre, une diminution progressive des mailles vers le centre de l'intercolpium qui apparaît perforé (Fig. 2, *7*, *8* et SENESSE 1980 : 409, fig. 9, 10). Sur la coupe optique équatoriale (Fig. 1, *a* ; 2, *3*), trois parties différentes peuvent effectivement être observées :

— 1, perforée à tectum pratiquement complet, le long de l'aperture ;
— 2, à mailles plus grandes et épaisseur de l'ectexine légèrement diminuée par rapport au reste du grain (voir flèches Fig. 2, *3*) ;
— 3, perforée, au centre de l'intercolpium.

Cette structure particulière resserre les liens de parenté entre les échantillons faisant l'objet de cette étude et permet d'envisager la mise en synonymie des deux taxons.

En effet, à l'exception du caractère foliaire décrit par VIGUIER sur un échantillon juvénile, les descriptions de l'appareil végétatif et floral données par les deux auteurs sont rigoureusement identiques. Les deux espèces ont également en commun le même pollen dont la morphologie est particulière. Il y a donc identité entre le matériel de CAPURON et celui de VIGUIER, ce qui justifie la mise en synonymie des deux espèces. Le genre *Caesalpinia* ayant été décrit avant le genre *Denisophytum* nous sommes amenée, comme POLHILL & VIDAL, à inclure *Denisophytum madagascariense* dans le genre *Caesalpinia*, en précisant toutefois que, pour les caractères foliaires, seule la diagnose de CAPURON est retenue. *C. antsiranensis* Capuron étant postérieur à *D. madagascariense* R. Viguier, la combinaison suivante est établie :

Caesalpinia madagascariensis (R. Viguier) Senesse, *comb. nov.*

— *Denisophytum madagascariense* R. VIGUIER, Not. Syst. 13 : 349 (1948). Type : *Perrier de la Bâthie 4147* (holo-, P).
— *Caesalpinia antsiranensis* CAPURON, Adansonia, sér. 2, 7 (2) : 203 (1967), *syn. nov.* Type : *Capuron 22990-SF* (holo-, P).

Les autres espèces de *Caesalpinia* ayant un pollen très différent de celui de *C. madagascariensis*, une comparaison s'impose, avec comme corollaire, la définition de la position de cette dernière espèce au sein du genre et de la tribu des *Caesalpinieae*.

LE POLLEN DE « TYPE *CAESALPINIA* ».

Le genre *Caesalpinia* compte plus d'une centaine d'espèces. Le pollen d'un grand nombre d'entre elles est connu : de forme bréviaxe, il présente trois apertures composées, à sillon le plus souvent très court, entourées de marges complexes comprenant :

— une marge interne très large;
— une marge externe étroite (SENESSE, 1980 : 414-415).

C'est le type margocolporé de TSUKADA (1963). Certains auteurs considèrent actuellement les marges internes du pollen de *Caesalpinia* comme de larges sillons et le colporus comme une

simple endoaperture (COWAN, 1981 ; THANIKAIMONI, 1984 et 1986 ; ROWLEY & SKVARLA, 1987).

En fait, la zone aperturale du « type *Caesalpinia* » comporte :

— Une ouverture dans l'endexine (SENESSE, 1980 : 415, fig. 2 et 16), généralement ovale dans le sens méridien, dont les rapports longueur sur largeur permettent l'emploi du terme « pore », mais qui, dans de rares cas, peut se présenter sous la forme d'un sillon [1].

— Au-dessus de cette endoaperture, une fente très étroite au niveau de l'ectexine (SENESSE, 1980 : 415, fig. 1, 9, 14, 15). Difficile à observer en microscopie optique, la structure de l'exine, à ce niveau, apparaît nettement en MeT, tout au moins chez *Caesalpinia gilliesii* (ROWLEY & SKVARLA, 1987) : on observe sur la figure 19 présentée par ces auteurs, un amincissement de l'ectexine dû à la disparition des columelles. Le tectum, très mince, forme une étroite et profonde invagination, bien visible, malgré le biais de la coupe.

— A la périphérie des intercolpiums (Fig. 1, *b*, zone 3), un bourrelet étroit (zone 1), à tectum épaissi, généralement lisse, passant progressivement à la structure intercolpiale et qui, de ce fait, est l'homologue de la marge « simple » rencontrée dans d'autres types polliniques.

— Entre cette « marge externe » et l'aperture, une zone particulière (Fig. 1, *b*, zone 0) caractérisée par une exine à tectum très mince identique à celui observé au niveau de l'ectoaperture (ROWLEY & SKVARLA, 1987, fig. 19). Les columelles sont soit de même hauteur que celles de l'intercolpium soit plus longues (Fig. 3, *11*), mais très serrées les unes contre les autres. Ceci est généralement un caractère de marge. En effet, au niveau d'un sillon, mis à part les opercules, le matériel ectexinique est généralement très réduit, et les columelles, en particulier, absentes. Par ailleurs, dans les pollens à marges simples, l'épaisseur de ces dernières décroît progressivement jusqu'au bord de l'aperture. Mais lorsque cette dernière est réduite comme dans les pollens porés par exemple, on n'observe jamais une décroissance de l'épaisseur des marges. L'annulus, en effet, est un épaississement de l'ectexine. Dans le « type *Caesalpinia* », la « zone 0 » est placée entre le rebord massif de l'intercolpium et l'aperture très courte, ce qui peut justifier la constance de l'épaisseur de l'ectexine sur toute sa surface.

Le pollen de « type *Caesalpinia* » présente donc une zone aperturale spéciale qu'on ne peut ramener à un banal colporus à marges simples. Nous pensons que l'expression « à marges complexes » souligne la présence de plusieurs marges et la complexité des structures. Par ailleurs, le terme « margocolporus » de TSUKADA a l'avantage de qualifier cette zone qu'on ne peut assimiler ni à un sillon, ni à une marge classique. Inversement, l'emploi de ce terme, par certains auteurs pour désigner la marge simple d'un pollen tricolporé classique, nous paraît un non sens, TSUKADA ayant créé ce mot pour distinguer un type pollinique particulier de tous les autres.

POSITION DE L'ESPÈCE *CAESALPINIA MADAGASCARIENSIS* AU SEIN DU GENRE *CAESALPINIA*.

L'espèce *Caesalpinia madagascariensis* par son pollen à marges simples se distingue, au sein du genre, des espèces caractérisées par un pollen à marges complexes. Le fait de trouver

1. *Caesalpinia mimosoides* (VIDAL & HUL THOL, 1976).

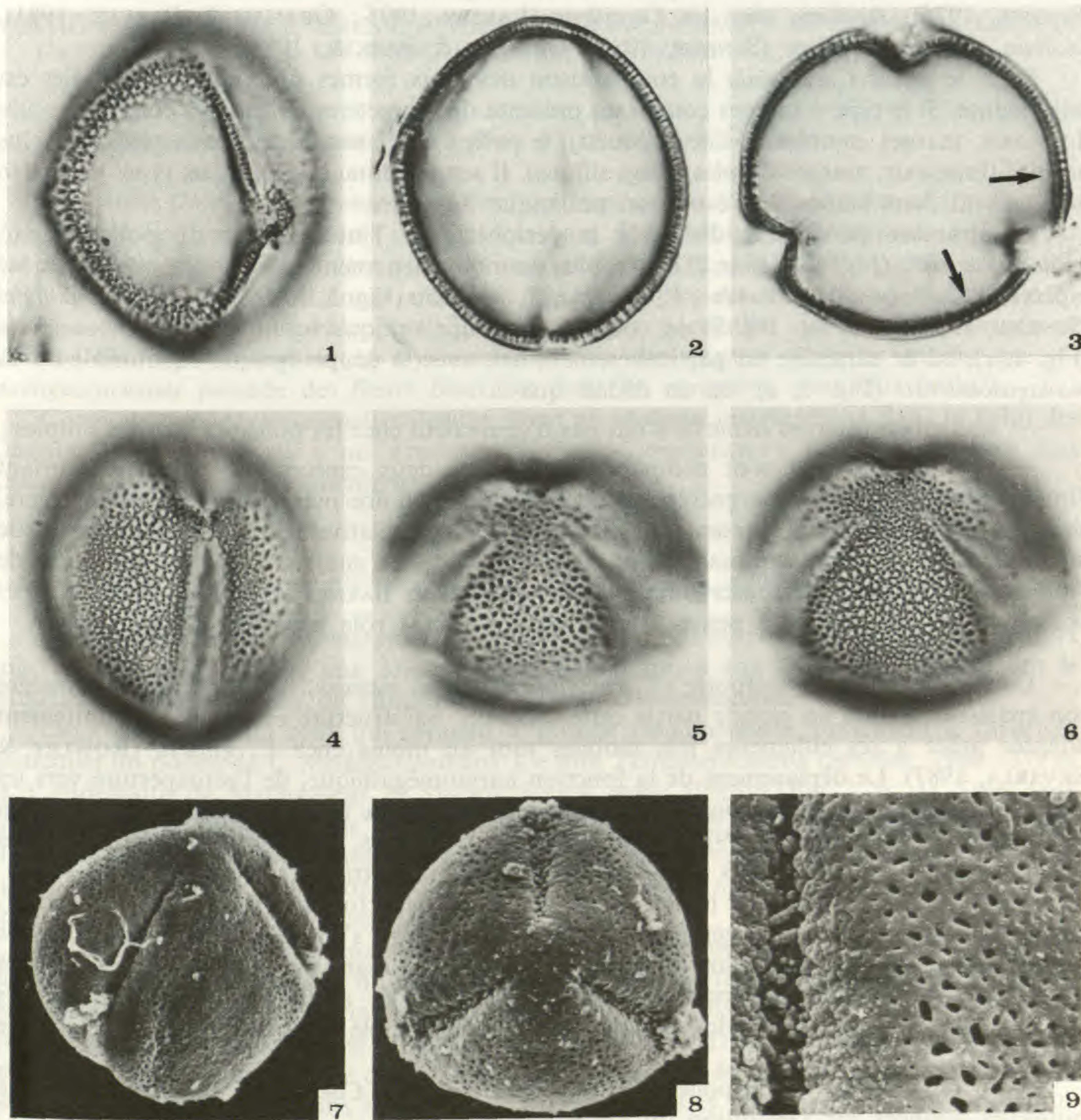


FIG. 2. — **Caesalpinia madagascariensis** (R. Viguier) Senesse *(Capuron 22939-SF)* : **1,** profil de l'endoaperture ; **2,** coupe optique méridienne ; **3,** coupe optique équatoriale ; **4,** ectoaperture ; **5, 6,** exine en M.O., L.O. 1 et 2 au niveau de l'intercolpium ; **7,** vue méridienne en MeB ; **8,** vue polaire en MeB ; **9,** exine en MeB et ectoaperture. 1 à 8 (× 1000) ; 9 (× 3000).

plusieurs types de pollen dans un même genre n'est pas exceptionnel et se présente dans toutes les tribus de *Caesalpinioideae*. Nous pouvons citer les genres *Afzelia* dans la tribu des *Detarieae* (SENESSE, 1976), *Bauhinia* chez les *Cercideae* (LARSEN, 1975 ; GRAHAM & BARKER, 1981), *Dialium* chez les *Cassieae* (SENESSE, 1980 ; GRAHAM & BARKER, 1981).

Dans le genre *Caesalpinia* la comparaison des deux formes polliniques entre elles est intéressante. Si le type à marges complexes présente des caractères considérés comme évolués (bréviaxie, marges complexes, sillons courts), le pollen de *C. madagascariensis* apparaît plus primitif (longiaxie, marges simples, longs sillons). Il semble donc que ces deux types de pollen représentent deux stades de l'évolution pollinique du genre.

La structure particulière décrite à la périphérie de l'intercolpium du pollen de *C. madagascariensis* (Fig. 1, *a*, zone 2) existe, plus ou moins nettement caractérisée, chez quelques espèces de *Caesalpinia : C. bonduc, C. coriaria, C. cucullata* (Fig. 3, *10, 11*), *C. insolita, C. dalei* (SENESSE, 1980 : 415, fig. 19). Si on compare la coupe optique équatoriale de *C. cucullata* (Fig. 1, *c*), où ce caractère est particulièrement net, avec la coupe optique équatoriale de *C. madagascariensis* (Fig. 1, *a*), on en déduit que :

— les marges internes (zone 0) n'ont pas d'équivalent chez les pollens à marges simples ;

— les zones 1, 2, 3 sont comparables dans les deux espèces. Le bourrelet bordant l'intercolpium des pollens margocolporés est l'homologue d'une marge simple. Cette dernière, chez *C. madagascariensis*, présente d'ailleurs un tectum relativement épais dans sa partie médiane. Cette structure qui associe une marge renforcée et une zone amincie au niveau de l'intercolpium rappelle les observations de BLACKMORE & BARNES (1986) sur d'autres types polliniques et nous incite à penser que la zone 2 a une rôle harmomégathique.

Dans la forme margocolporée (*C. cucullata* et autres espèces), la marge interne, malgré son épaisseur, assure en grande partie cette fonction. Sa structure est en effet parfaitement adaptée grâce à ses columelles très mobiles tout au moins chez *C. gilliesii* (ROWLEY & SKVARLA, 1987). Le déplacement de la fonction harmomégathique, de l'ectoaperture vers les zones marginales puis intercolpiales, généralement corrélé avec une ectoaperture plus courte a été observé par MULLER (1979) puis BLACKMORE & BARNES (1986) dans d'autres familles d'Angiospermes ; le pollen des *Caesalpinia* en est une illustration parfaite.

Au cours de l'évolution, ce pollen a donc acquis une structure très spécialisée. L'espèce *C. madagascariensis* rattachée au genre par sa macromorphologie s'en rapproche, du point de vue pollinique, par la structure de son intercolpium, mais s'en éloigne par l'ensemble de ses autres caractères : forme longiaxe, ectoaperture allongée associée à un pore circulaire, marges simples. Du point de vue phylogénétique cette espèce semble se situer à la base du genre *Caesalpinia*.

Une étude exhaustive du pollen de toutes les espèces de *Caesalpinia* devrait apporter de nouvelles données sur l'évolution du genre.

POSITION DE L'ESPÈCE *CAESALPINIA MADAGASCARIENSIS* AU SEIN DU GROUPE *CAESALPINIA* ET DE LA TRIBU DES *CAESALPINIEAE*[1].

1. Rapports entre *C. madagascariensis* et le groupe *Gleditsia*.

Les genres *Gleditsia* et *Gymnocladus* dont certaines espèces constituent des relictes dans les zones tempérées, sont considérés comme à la base de la tribu des *Caesalpinieae* (Polhill, Raven & Stirton, 1981). Or leur pollen (Graham & Barker, 1981 ; Lieux, 1982) tricolporé, longiaxe, à petit réticule et longs sillons à marges simples est très proche de celui de *C. madagascariensis* sans présenter toutefois le caractère particulier de l'intercolpium de ce dernier. En outre, *Gleditsia* et *Gymnocladus* sont des plantes dioïques tandis que *C. madagascariensis* possède des fleurs bisexuées dont les caractères sont plus évolués.

Caesalpinia madagascariensis constitue donc un chaînon intermédiaire dans la tribu des *Caesalpinieae*, « postérieur » au « modèle *Gleditsia-Gymnocladus* » mais « antérieur » aux *Caesalpinieae* de type margocolporé.

2. Rapports entre *C. madagascariensis* et le groupe *Dimorphandra*.

Dans le groupe relicte *Dimorphandra*, on peut mettre en évidence un éventail de caractères dont certains sont propres aux *Mimosoideae*, mais d'autres aux *Caesalpinieae* justifiant le rattachement à cette tribu de l'ancienne tribu des *Dimorphandreae*.

Deux genres, parmi ceux qui forment le groupe *Dimorphandra*, présentent le caractère particulier du pollen de *C. madagascariensis*. Ce sont *Tetrapterocarpon* (Senesse, 1980 : 379 et 385), endémique de Madagascar, et *Stachyothyrsus*, genre africain (Fig. 1, *d* ; 3). Tous deux présentent un tectum dont les perforations pour le premier, les mailles pour le second, diminuent en nombre et en taille vers les pôles et les apertures mais aussi vers le centre des intercolpiums. Cette structure de l'exine est cependant moins nettement caractérisée dans ces deux genres que chez *C. madagascariensis*.

Le pollen de *Stachyothyrsus* est par ailleurs particulièrement intéressant. Tout d'abord, sur des pollens non acétolysés, on peut observer une ectoaperture plus ou moins laciniée au-dessus du pore (Fig. 3, *2*) confirmant les liens entre le groupe *Dimorphandra* et les *Mimosoideae* chez lesquelles cette structure est caractéristique (Guinet, 1981). La variation est grande dans ce genre, tant du point de vue de l'épaisseur de l'exine que de la forme générale du grain, nettement bréviaxe sur certains échantillons (Fig. 3, *5, 6*). Les intercolpiums sont très étroits comme chez les *Caesalpinieae* margocolporées ce qui a conduit Graham & Barker (1981) à le classer dans le « type *Caesalpinia* ». On remarque que la marge entourant les apertures (Fig. 1, *d*, zone 1 ; 3, *1*) correspond à un amincissement de l'ectexine au niveau des columelles et de la foot-layer ; cette dernière est très épaisse au centre des intercolpiums. Le reste de la surface du grain est occupé par trois colporus à sillon long et large où l'endexine domine (Fig. 3, *1*). Nous

1. Classification utilisée : Polhill & Vidal, 1981.

ne sommes donc pas en présence d'un pollen à marges complexes, mais d'un pollen tricolporé à marges simples, ces dernières étant réduites au bord externe des intercolpiums.

Les pollens de *Stachyothyrsus* et des *Caesalpinia* margocolporés sont donc différents mais très probablement reliés phylogénétiquement. Les caractères évolués des *Caesalpinia* (bréviaxie, taille moyenne ou grande, ectoaperture courte et étroite, endoaperture plus ou moins allongée, marges complexes) peuvent être dérivés de ceux, plus primitifs de *Stachyothyrsus* (forme longiaxe ou bréviaxe, petite taille, ectoaperture longue et large, endoaperture circulaire, marges simples).

Si l'on compare les schémas b et d de la Fig. 1, on voit que la différence majeure entre les deux pollens vient de l'absence, chez *Stachyothyrsus*, de la « zone 0 », soit de la marge interne. Il apparaît nettement que celle-ci occupe, chez *Caesalpinia* l'emplacement du sillon de *Stachyothyrsus*.

L'acquisition d'apertures réduites entraîne automatiquement l'augmentation des surfaces non aperturales : pour une même taille, un grain triporé présente une surface exempte d'apertures plus grande qu'un grain tricolporé. De l'examen des pollens de *Stachyothyrsus* et *Caesalpinia*, il découle que la surface occupée par le sillon long et large de *Stachyothyrsus* a été remplacée, chez les *Caesalpinia* margocolporés, par une exine qui se trouve être ici différente de celle de l'intercolpium et que nous avons appelée « marge interne ». De ce fait, le rapport surface intercolpiale/surface aperturale marges comprises n'a pas changé ce qui permet de mieux comprendre la ressemblance frappante, au premier abord, entre les pollens des deux genres. L'origine particulière de la marge interne nous fait d'autant plus apprécier le terme de TSUKADA dans lequel on retrouve les substantifs « marge » et « colpus ».

Il est intéressant de noter l'apparition plus ou moins bien établie de la bréviaxie chez *Stachyothyrsus* précédant la réduction de l'aperture réalisée chez *Caesalpinia*, ce qui va dans le sens des observations de MULLER (1979) sur les formes colpées et tricolpées permettant à cet auteur de déduire que la modification aperturale est un caractère dérivé par rapport au changement de forme. Chez *Stachyothyrsus* d'ailleurs, ce sont les apertures, non modifiées, à sillon long et large, qui assurent la fonction harmomégathique (Fig. 3, *2, 3*). Cette dernière, comme nous l'avons vu plus haut, sera déplacée au cours de l'évolution chez les *Caesalpinieae* margocolporées, en liaison avec le raccourcissement de l'aperture.

Le genre *Stachyothyrsus* est donc très étroitement relié aux genres margocolporés du groupe *Caesalpinia*.

Le groupe *Dimorphandra*, en définitive, réunit des genres fortement orientés vers les *Mimosoideae* mais aussi, à l'intérieur des *Caesalpinieae*, vers le groupe *Caesalpinia*.

3. POSITION DE *Caesalpinia madagascariensis*.

Par la présence de deux formes polliniques parmi ses espèces, le genre *Caesalpinia* reflète les caractères du groupe *Caesalpinia* (Tableau 1). Dans ce dernier nous trouvons en effet :

— Les genres *Cenostigma, Stuhlmannia, Cordeauxia, Pterolobium*... à pollen semblable à celui des *Caesalpinia* margocolporés. Ce type pollinique, dont la structure compliquée a été précocement acquise, est resté morphologiquement figé. La fleur, par contre, comme l'ont montré POLHILL & VIDAL (1981), a poursuivi progressivement son évolution vers une zygomorphie de plus en plus prononcée.

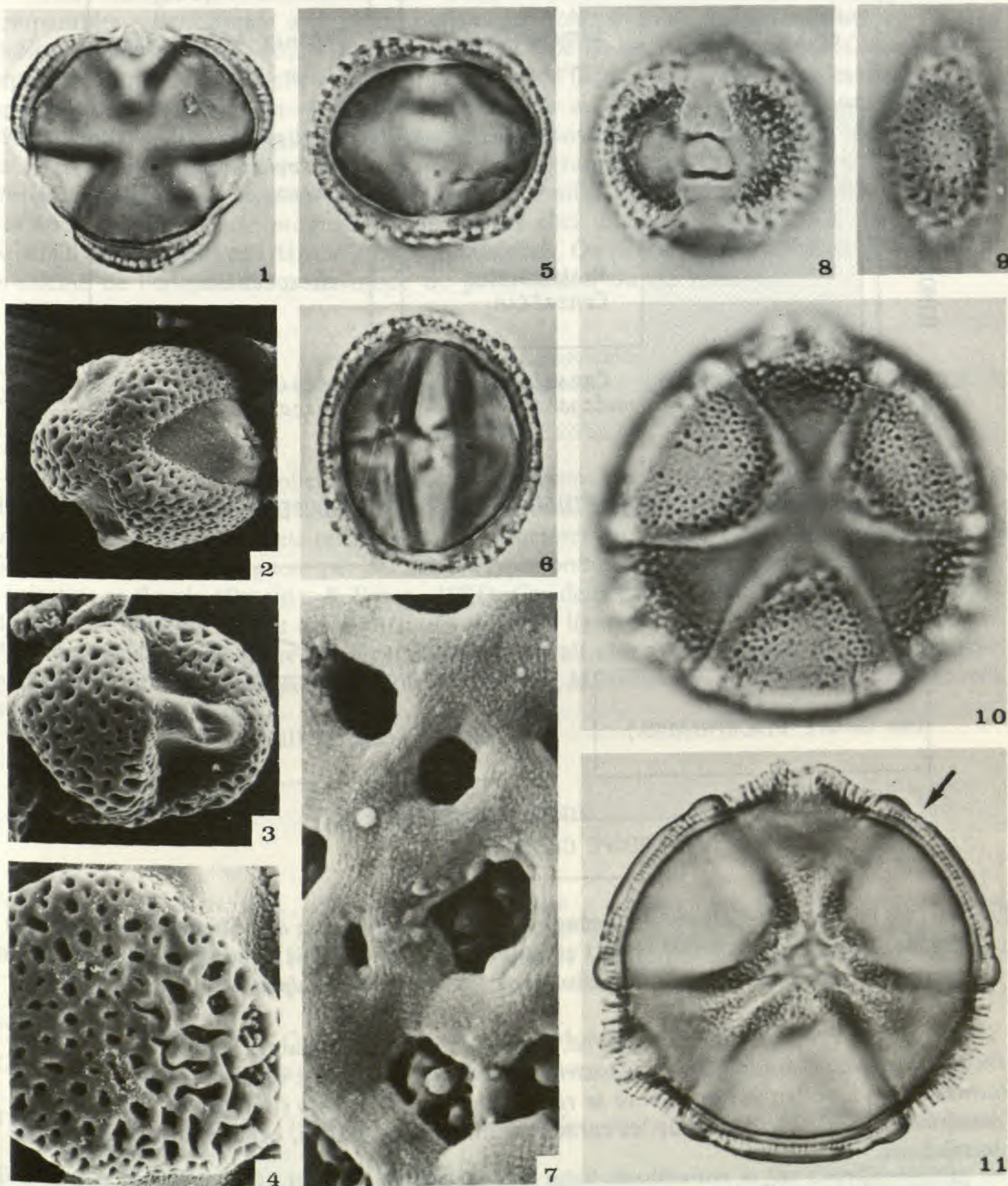


FIG. 3. — *Stachyothyrsus staudtii* Harms : **1,** coupe optique équatoriale ; **2,** vue polaire (MeB) ; **3,** vue méridienne (MeB) ; **4,** intercolpium (MeB) ; **5, 6,** coupes optiques méridiennes ; **7,** détail de l'exine (MeB) : noter la fine striation supratectale ; **8,** aperture ; **9,** intercolpium. — **Caesalpinia cucullata** Roxb. : **10,** vue polaire ; **11,** coupe optique équatoriale. 1 à 3, 5, 6, 8 à 11 (× 1000) ; 4 (× 3000) ; 7 (× 10000).

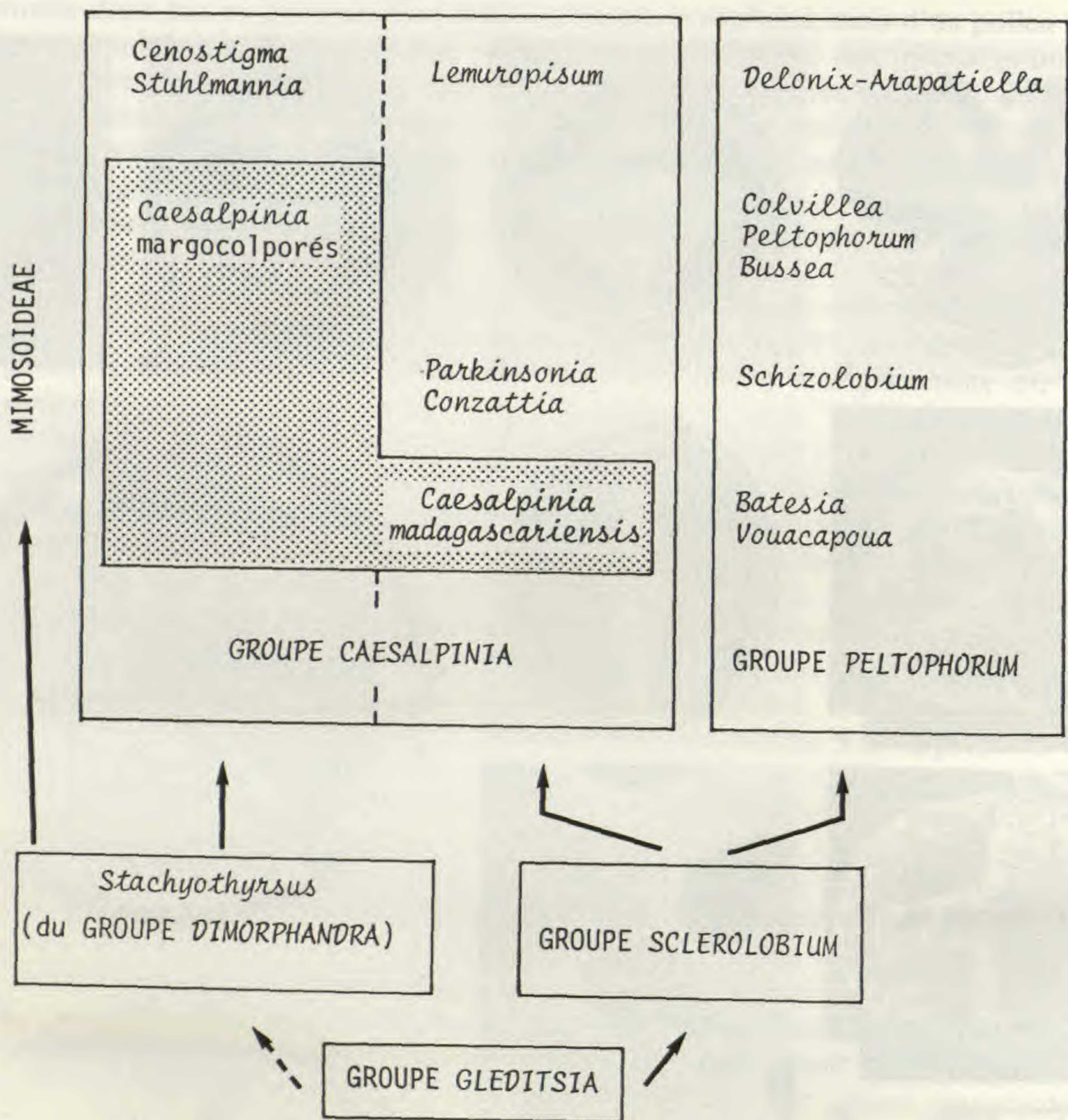


TABLEAU 1 : Position de **Caesalpinia madagascariensis** dans la tribu des *Caesalpinieae*. D'après POLHILL, RAVEN & STIRTON (1981) et POLHILL & VIDAL (1981), modifiés. Seuls certains genres ont été cités en exemple. En grisé : le genre *Caesalpinia*.

— Les genres *Conzattia, Parkinsonia*, à pollen tricolporé à marges simples et fin réticule proche de celui de *Caesalpinia madagascariensis*. Si du point de vue végétatif et floral, le genre *Haematoxylon* à pollen margocolporé se rapproche de *Parkinsonia* (POLHILL & VIDAL, 1981), *Caesalpinia madagascariensis*, par les caractères fins de son pollen, occupe la même position intermédiaire.

Ce second type pollinique caractérise les groupes primitifs de la tribu (groupes *Gleditsia* et *Sclerolobium*) ainsi que les genres les moins évolués du groupe *Peltophorum (Vouacapoua, Batesia...)*.

Entre les groupes *Caesalpinia* et *Peltophorum* certaines formes polliniques sont très comparables : *Parkinsonia* a le même pollen que *Schizolobium*, et *Lemuropisum* est du type *Delonix* (SENESSE, 1980 : 405, 411). Un pollen de type *Delonix* dans le groupe *Caesalpinia* est cependant surprenant. En effet, si la fleur a évolué de façon comparable dans les deux groupes principaux des *Caesalpinia* — groupes *Caesalpinia* et *Peltophorum* — (POLHILL & VIDAL, 1981), c'est seulement dans le second qu'apparaissent, progressivement, de nombreux caractères polliniques dérivés : réseau à mailles plus grandes et pollen de plus grande taille chez *Bussea, Peltophorum, Colvillea* ; réseau à grandes mailles, pollen de grande taille et réduction des apertures avec perte progressive des marges chez *Delonix* et *Arapatiella*. Ces différents paliers n'apparaissent pas dans le groupe *Caesalpinia*. On peut bien sûr envisager dans ce cas le problème de l'adaptation à un mode de pollinisation ou de transport.

CONCLUSION

L'étude détaillée du pollen de *Caesalpinia* a permis de préciser le concept de marge et de distinguer, au sein du genre, deux formes de grains basées sur la présence d'une ou deux marges. Le genre *Caesalpinia* reflète ainsi les caractères du groupe *Caesalpinia* au sein duquel deux ensembles se distinguent par ces mêmes types polliniques, mais aussi par la morphologie végétative et florale (POLHILL & VIDAL, 1981). Ces deux types polliniques paraissent dériver d'ancêtres différents faisant apparaître très tôt deux lignées évolutives chez les *Caesalpinieae*. Par l'intermédiaire du genre *Stachyothyrsus* qui paraît être à l'origine des pollens margocolporés, le groupe *Dimorphandra*, très orienté vers les *Mimosoideae*, se trouve étroitement relié au groupe *Caesalpinia*.

BIBLIOGRAPHIE

ALLEN, O. N. & ALLEN, E. K., 1981. — *The Leguminosae — a source book of characteristics, uses and nodulation.* MacMillan publishers LTD, London, 812 p.

BLACKMORE, S. & BARNES, S. H., 1986. — Harmomegathic mechanisms in pollen grains. *In Pollen and Spores : Form and Function*, BLACKMORE S. & FERGUSON I. K., eds., Academic Press, London : 137-149.

CAPURON, R., 1967. — Deux *Caesalpinia* nouveaux pour Madagascar. *Adansonia*, sér. 2, 7 (2) : 199-205.

COWAN, R. S., 1981. — Caesalpinioideae. *In Advances in Legume systematics*, part. 1 : 57-64, POLHILL, R. M. & RAVEN, P. H., eds., Kew.

FAEGRI, K. & IVERSEN, J., 1966. — *Textbook of pollen analysis.* Second printing, Munksgaard, Copenhagen, 237 p.

GRAHAM, A. & BARKER, G., 1981. — Palynology and tribal classification in the Caesalpinioideae. *In Advances in Legume systematics*, part 2 : 801-834, POLHILL, R. M. & RAVEN, P. H., eds., Kew.

GUINET, PH., 1981. — Comparative account of pollen characters in the Leguminosae. *In Advances in Legume systematics*, part 2 : 789-799, POLHILL, R. M. & RAVEN, P. H., eds., Kew.

GUINET, PH., 1981. — Mimosoideae : the characters of their pollen grains. *In Advances in Legume systematics*, part 2 : 835-855, POLHILL, R. M. & RAVEN, P. H., eds., Kew.

HEYWOOD, V. H., 1971. — The Leguminosae — a systematic purview. *In Chemotaxonomy of the Leguminosae* : 1-29, HARBORNE, J. B., BOULTER, D. & TURNER, B. L., eds., London.

HUTCHINSON, J., 1964. — *The genera of flowering Plants, Dicotyledones I.* Oxford, 510 p.

LARSEN, S. S., 1975. — Pollen morphology of Thai species of *Bauhinia* (Caesalpiniaceae). *Grana* 14 : 114-131.

LIEUX, M. H., 1982. — An Atlas of pollen of trees, shrubs, and woody vines of Louisiana and other southeastern states, part 4 : Sapotaceae to Fabaceae. *Pollen et Spores* 24 (3-4) : 331-368.

MULLER, J., 1979. — Form and Function in Angiosperm pollen grains. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 66 : 596-632.

PETTIGREW, C. J. & WATSON, L., 1977. — On the classification of Caesalpinioideae. *Taxon* 26 (1) : 57-64.

POLHILL, R. M., RAVEN P. H. & STIRTON, C. H., 1981. — Evolution and systematics of the Leguminosae. *In Advances in Legume systematics*, part 1 : 1-26, POLHILL, R. M. & RAVEN, P. H., eds., Kew.

POHILL, R. M. & VIDAL, J. E., 1981. — Caesalpinieae. *In Advances in Legume systematics*, part. 1 : 81-95, POLHILL, R. M. & RAVEN, P. H., eds., Kew.

ROWLEY, J. R. & SKVARLA, J. J., 1987. — Ontogeny of pollen in *Poinciana* (Leguminoseae). II. Microspore and pollen grain periods. *Rev. Paleobot. Palynol.* 50 : 313-331.

SCHULZE-MENZ, G. K., 1964. — Leguminosae, Caesalpinioideae. *In* ENGLER's *Syllabus der Pflanzenfamilien*, ed. 12, 2 : 226-230, Borntraeger, Berlin.

SENESSE, S., 1976. — Le pollen des *Afzelia* africains (Légumineuses, Caesalpiniaceae). *Adansonia*, sér. 2, 15 (3) : 357-378.

SENESSE, S., 1980. — Palynologia Madagassica et Mascarenica. Fam. 98 bis : Caesalpiniaceae. *Pollen et spores* 22 (3-4) : 355-423.

THANIKAIMONI, G., 1986. — Pollen apertures : form and function. *In Pollen and Spores : Form and Function*, BLACKMORE, S. & FERGUSON, I. K., eds., Academic Press, London : 119-136.

THANIKAIMONI, G., CARATINI, C., VENKATACHALA, B. S., RAMANUJAM, C. G. K. & KAR, R. K., 1984. — Selected Tertiary Angiosperm pollens from India and their relationship with African Tertiary pollens. *Travaux de la Section Scientifique et Technique, Institut Français de Pondichéry* 19 : 1-92, 72 pl.

TSUKADA, M., 1963. — Pollen morphology and identification I. Eucaesalpinieae. *Pollen et Spores* 5 (2) : 239-284.

VIDAL, J. E. & HUL THOL, S., 1976. — Révision des *Caesalpinia* asiatiques. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 3e série., 395, Botanique 27 : 69-136.

VIGUIER, R., 1948 (publié en 1949). — Leguminosae madagascarienses novae. *Not. Syst.* 13 (4) : 333-369.

Achevé d'imprimer le 27 juillet 1988.

Le Bulletin du 4e trimestre de l'année 1987 a été diffusé le 10 juin 1988

IMPRIMERIE NATIONALE

8 564 001 5

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Fondé en 1895, le *Bulletin du Muséum d'Histoire Naturelle* est devenu à partir de 1907 : *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*. Des travaux originaux relatifs aux diverses disciplines scientifiques représentées au Muséum y sont publiés. Il s'agit essentiellement d'études de Systématique portant sur les collections conservées dans ses laboratoires, mais la revue est également ouverte, depuis 1970 surtout, à des travaux traitant de divers aspects de la Science : biologie, écologie, etc.

La *1re série* (années 1895 à 1928) comprend un tome par an (t. 1 à 34), divisé chacun en fascicules regroupant divers articles.

La *2e série* (années 1929 à 1970) a la même présentation : un tome (t. 1 à 42), six fascicules par an.

La *3e série* (années 1971 à 1978) est également bimestrielle. Le *Bulletin* est alors divisé en cinq Sections et les articles paraissent par fascicules séparés (sauf pour l'année 1978 où ils ont été regroupés par fascicules bimestriels). Durant ces années chaque fascicule est numéroté à la suite (nos 1 à 522), ainsi qu'à l'intérieur de chaque Section, soit : Zoologie nos 1 à 356 ; Sciences de la Terre, nos 1 à 70 ; Botanique, nos 1 à 35 ; Écologie générale, nos 1 à 42 ; Sciences physico-chimiques, nos 1 à 19.

La *4e série* débute avec l'année 1979. Le *Bulletin* est divisé en trois Sections : A : Zoologie, biologie et écologie animales ; B : Botanique (fusionnée en 1981 avec la revue *Adansonia*) ; C : Sciences de la Terre, paléontologie, géologie, minéralogie. La revue est trimestrielle ; les articles sont regroupés en quatre numéros par an pour chacune des Sections ; un tome annuel réunit les trois Sections.

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Collection à périodicité irrégulière, se subdivisant depuis 1950 en quatre séries spécialisées : A, Zoologie ; B, Botanique ; C, Sciences de la Terre ; D, Sciences physico-chimiques.

Dernières parutions dans la série B :

T. 28. ROQUEBERT, M.-F. — Analyse des phénomènes pariétaux au cours de la conidiogenèse chez quelques champignons microscopiques. 1981, 79 p., 23 f. de pl. : 14 fig., 4 tabl.
T. 29. KEDDAM-MALPLANCHE, M. — Le pollen et les stomates des Gardéniées (Rubiacées) du Gabon : Morphologie et tendances évolutives. 1985, 109 p., 45 fig., 16 pl., 18 tabl.
T. 30. ALLORGE, L. — Monographie des Apocynacées-Tabernaemontanoïdées américaines. 1985, 216 p., 76 pl.
T. 31. PONCY, O. — Le genre Inga (Légumineuses, Mimosoideae) en Guyane française. 1985, 153 p., 37 fig., 11 pl.

PUBLICATIONS DE L'ASSOCIATION DE BOTANIQUE TROPICALE (A.B.T.)

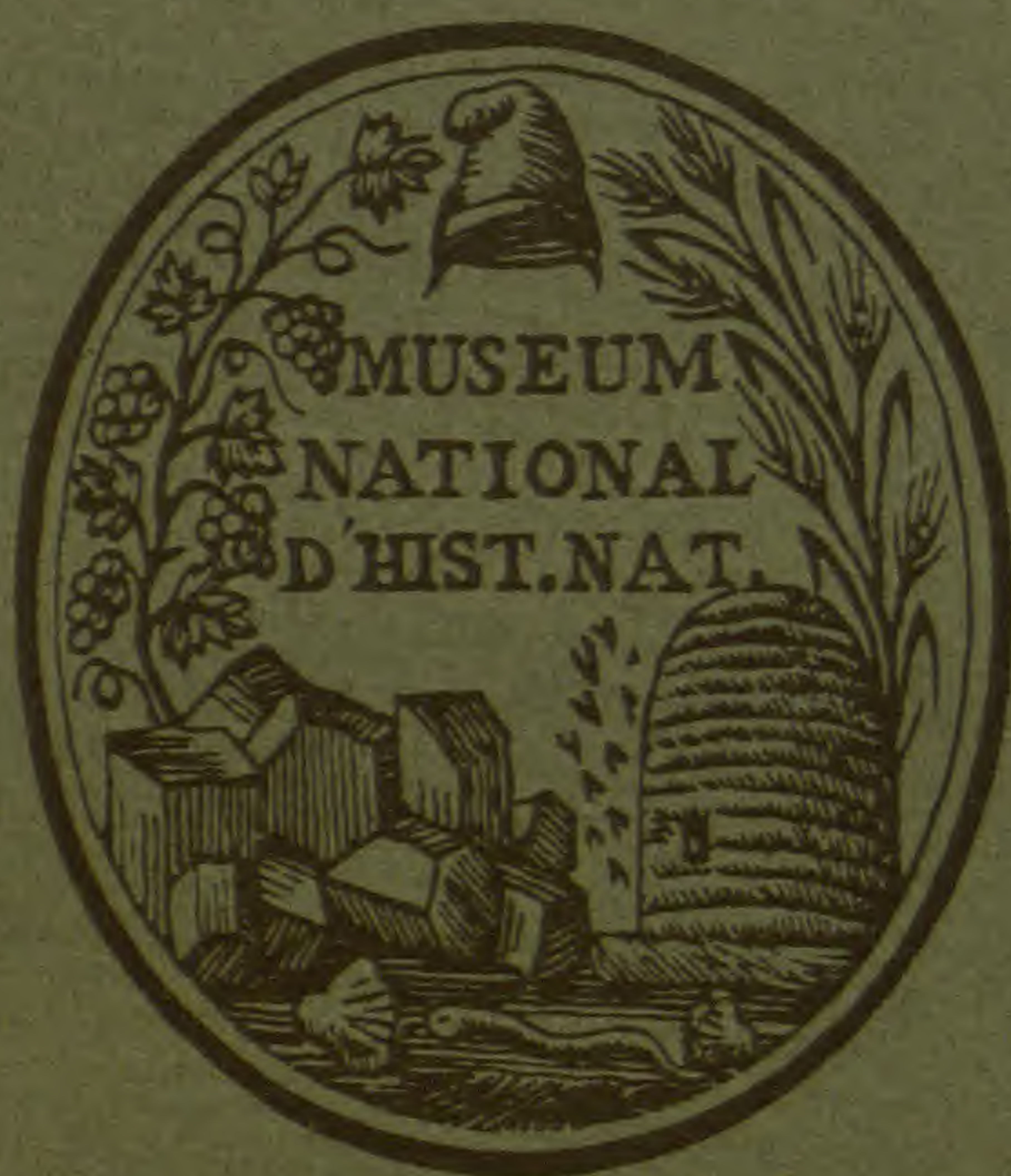
(Laboratoire de Phanérogamie du Muséum, 16, rue Buffon, 75005 Paris, tél. 43.36.47.25. CCP La Source 33.075.20 W).

- — Flore de Madagascar et des Comores, 92 vol. parus.
- — Flore du Gabon, 29 vol. parus.
- — Flore du Cambodge, Laos et Viêt-Nam, 23 vol. parus.
- — Flore de Nouvelle-Calédonie et dépendances, 14 vol. parus.
- — Flore du Cameroun, 29 vol. parus (les 20 premiers). Commercialisée par le Cameroun à partir du vol. 21. (S'adresser à Monsieur le Directeur de l'Herbier National, B.P. 1601, Yaoundé).

PUBLICATIONS DE L'ASSOCIATION DES AMIS DES CRYPTOGAMES (A.D.A.C.)

(Laboratoire de Cryptogamie du Muséum, 12, rue Buffon, 75005 Paris, tél. 43.31.35.21).

- — Cryptogamie, Mycologie (CCP Paris 6.193.02 K)
- — Cryptogamie, Bryologie et Lichénologie (CCP Paris 4.481.43 T)
- — Cryptogamie, Algologie (CCP Paris 14.522.31 T)


MUSEUM
NATIONAL
D'HIST. NAT.

ISSN 0
QK1
.B922

BULLETIN
du MUSÉUM NATIONAL
d'HISTOIRE NATURELLE

PUBLICATION TRIMESTRIELLE

SECTION B

ADANSONIA

botanique

phytochimie

4e SÉRIE T. 10 1988 N° 2

Avril-Juin 1988

BULLETIN

du

MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

57, rue Cuvier, 75005 Paris

Directeur : Professeur E. R. BRYGOO

Section B : ADANSONIA (BOTANIQUE)

Directeur : Professeur PH. MORAT, Laboratoire de Phanérogamie.
Rédacteur : J. JÉRÉMIE.
Comité de lecture : J. BOSSER, Paris ; E. BOUREAU, Paris ; F. EHRENDORFER, Vienne ; F. R. FOSBERG, Washington ; F. HALLÉ, Montpellier ; N. HALLÉ, Paris ; J.-L. HAMEL, Paris ; V. H. HEYWOOD, Reading ; L. A. S. JOHNSON, Sydney ; S. JOVET, Paris ; C. KALKMAN, Leiden ; L. LACOSTE, Paris ; J.-F. LEROY, Paris ; A. LE THOMAS, Paris ; R. LETOUZEY, Paris ; D. MOLHO, Paris ; R. E. G. PICHI-SERMOLLI, Perugia ; P. H. RAVEN, St Louis ; R. SCHNELL, Paris ; A. TAKHTAJAN, Léningrad ; M. VAN CAMPO, Montpellier.

La revue publie des articles en français ou en anglais, consacrés aux divers aspects de la botanique : systématique, biologie, écologie, anatomie, palynologie, phytochimie, etc.

Recommandations aux auteurs

Les manuscrits doivent être adressés directement à la Rédaction d'Adansonia, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 PARIS, tél. 43.36.47.25. Ils sont examinés par les responsables de la revue, puis soumis à des rapporteurs.

Le texte doit être *dactylographié*, en double interligne, et se conformer aussi strictement que possible à la présentation de la revue, tout particulièrement en ce qui concerne les *têtes d'articles* (titres, résumés français-anglais, adresse), les *citations bibliographiques*, les *listes de synonymes*, les *clés*.

La nomenclature utilisée devra respecter les règles du Code International de Nomenclature Botanique. La citation des auteurs doit être complète et non abrégée. Dans le texte, les références bibliographiques sont réduites aux noms d'auteurs suivis de la date de publication, renvoyant ainsi aisément à la liste bibliographique de fin d'article. Celle-ci doit être présentée par ordre alphabétique des noms d'auteurs, et chronologique pour les travaux d'un même auteur. Les références doivent être complètes : auteur(s), date, titre d'article, ouvrage ou revue, volume, pages, planches.

Dans le texte, aucun mot ne doit apparaître en majuscules, et seuls doivent être soulignés les groupes de mots que l'auteur désire faire ressortir en italiques.

Illustrations : Le format maximum des illustrations publiées est de 170 × 145 mm. Les dimensions des originaux devront donc être proportionnelles à celles des illustrations imprimées. Les dessins et les cartes doivent être réalisés sur bristol blanc ou calque ; les photographies seront le plus nettes possible, sur papier blanc brillant. Les figures constituant les éléments d'une même planche doivent être numérotées en chiffres arabes.

Tirés à part : 50 tirés à part seront fournis gratuitement par article.

S'adresser :

— pour la RÉDACTION, à Adansonia, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 Paris, tél. 43.36.47.25.
— pour les ABONNEMENTS et ACHATS, au Service de vente des Publications du Muséum, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris, tél. 43.31.71.24 ; 43.31.95.60. CCP Paris 9062-62.
— pour les ÉCHANGES, à la Bibliothèque Centrale du Muséum national d'Histoire naturelle, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris, tél. 43.31.71.24 ; 43.31.95.60.

Abonnements pour l'année 1988 (Prix h.t.)

Abonnement général (Section A, B, C) : 1575 F.
SECTION A : Zoologie, biologie et écologie animales : 900 F.
SECTION B : *Adansonia*, botanique : 420 F.
SECTION C : Sciences de la Terre, paléontologie, géologie, minéralogie : 420 F.

Numéro d'inscription à la Commission paritaire des publications et agences de presse : 1404 AD

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
4^e^ série, **10**, 1988, section B, *ADANSONIA*, n° 2

SOMMAIRE — *CONTENTS*

MORAT, Ph. — Contribution à l'étude des Sterculiaceae de la Nouvelle-Calédonie. 93

Contribution to the study of the Sterculiaceae of New Caledonia.

BOSSER, J. — Espèces nouvelles du genre Foetidia (Lecythidaceae) de Madagascar. 105

New species of the genus Foetidia (Lecythidaceae) from Madagascar.

FLORENCE, J. & STUESSY, T. F. — Sertum polynesicum III. Un Bidens (Asteraceae) nouveau de l'île de Nukuhiva (Marquises, Polynésie Française) 121

Sertum polynesicum III. A new Bidens (Asteraceae) from the isle of Nukuhiva (Marquesas, French Polynesia).

HANSEN, C. — A revision of the genus Plagiopetalum Rehd. (Melastomataceae) . 127

Revision du genre Plagiopetalum Rehd. (Melastomataceae).

STEVELS, J. M. C. — Une nouvelle combinaison dans Abelmoschus Medik. (Malvaceae), un gombo d'Afrique de l'Ouest et centrale 137

A new combination in Abelmoschus Medik. (Malvaceae), a gombo from Western and central Africa.

BOSSER, J. & HEINE, H. — Note sur quelques Acanthaceae des Mascareignes 145

Note on some Acanthaceae of the Mascarenes.

CUSSET, C. & CUSSET, G. — Etude sur les Podostemales. 9. Délimitations taxinomiques dans les Tristichaceae 149

Studies on the Podostemales. 9. Taxonomic delimitations in the Tristichaceae.

CUSSET, G. & CUSSET, C. — Etude sur les Podostemales. 10. Structures florales et végétatives des Tristichaceae 179

Studies on the Podostemales. 10. Floral and vegetative structures of the Tristichaceae.

MISSOURI BOTANICAL
DEC 30 1988
GARDEN LIBRARY

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4ᵉ sér., **10**, 1988,
section B, *Adansonia*, n° 2 : 93-103

Contribution à l'étude des *Sterculiaceae* de la Nouvelle-Calédonie

Ph. MORAT

Résumé : Description de trois nouvelles espèces appartenant au genre *Acropogon* Schltr., endémique à la Nouvelle-Calédonie.

Summary : Three new species of *Acropogon* Schltr., a genus endemic in New Caledonia, are described.

Philippe Morat, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 Paris, France.

La révision de la famille des Sterculiacées pour la Flore de la Nouvelle-Calédonie m'amène à décrire trois espèces nouvelles dans le genre *Acropogon* Schltr. Ce ne sont que les premières d'un lot de nouveautés taxonomiques (MORAT, 1986) dont la très grande majorité des échantillons n'a été récoltée que dans les vingt dernières années. Une telle abondance de découvertes en un temps aussi court au sein d'un genre dont les premiers représentants ont pourtant déjà été décrits au siècle passé (SEBERT, 1874*a* et *b* ; VON MÜLLER, 1886 ; HOOKER, 1894) s'explique par l'aire de répartition extrêmement limitée de la plupart de ses espèces souvent confinées à un seul versant ou un seul massif. Ces localités n'ont été rendues accessibles que récemment à l'occasion de l'ouverture d'un chantier d'exploitation minière, forestière, de reboisement ou de construction de relais hertziens. Tel est le cas pour deux des trois espèces décrites.

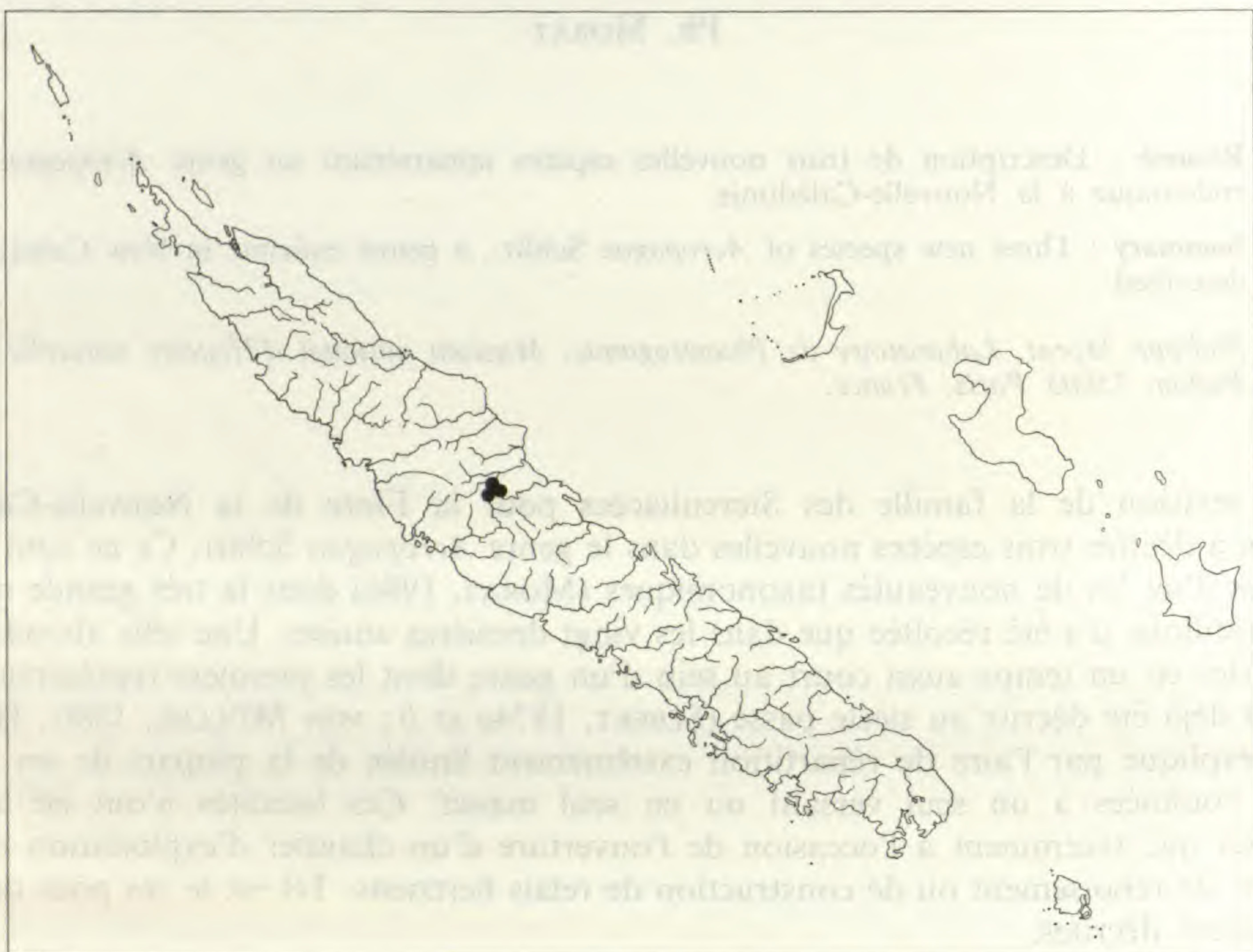
Acropogon aoupiniensis Morat, *sp. nov.*

Frutex vel arbor parva, valde ramifera, 6-12 m alta ; folia simplicia, 8-15 × 2,5-5 cm, integra subsessilia, infra domatifera, ad marginem incrassata, apice acuto, basi attenuata ; racemi arrecti simplices, floribus 5-6 omnino aut masculis aut hermaphroditis ; flores 7-9 mm alti appendicibus sepalorum exclusis, pedicellati, extra rubri intus rosei, subcarnosi, extra intusque conspersi pilis squamosis ; calyx campanulatus synsepalus anguste tubiformis, supra medium in 5 lobis irregularibus longe appendiculatis divisus ; androphorum floris masculi 1 mm altum, basi subglobosa ; androgynophorum floris hermaphroditi applanatum discoideum 0,5 mm altum ; folliculi fructus compositi 1-3, breviter pedicellati, globosi, 3-4 cm diametro ad maturitatem, pericarpio crasso ; semina 1-6, rubra, in liquido incolorato immersa.

Arbuste ou petit arbre élancé de 6-12 m, bien ramifié ; tronc de 20 cm de diamètre à écorce grise très rugueuse, scoriacée. Rameaux et ramilles foliaires très grumeleux et piquants du fait des nombreuses stipules et bractées résiduelles ; bourgeons foliaires terminaux très

tomenteux entourés d'écailles triangulaires rigides très pointues et piquantes ; racines échasses peu nettes parfois présentes.

Feuilles subsessiles à légèrement pétiolées, dressées en bouquet à l'extrémité des rameaux. Pétiole absent à très court (0-5 mm) et recouvert d'un revêtement cireux. Limbe petit de 8-15 × 2,5-5 cm, simple, entier, glabre avec parfois quelques poils écailleux-étoilés sur la face inférieure, à sommet aigu, base atténuée et rebords épaissis, un peu recurvés vers la face inférieure ; domaties présentes sur la face inférieure à l'aisselle de la nervure primaire et de chaque nervure secondaire.



Carte 1. — Distribution de **Acropogon aoupiniensis**.

Inflorescences dressées sur des rameaux courts (brachyblastes) de 0,5-5 cm, eux-mêmes insérés entre les feuilles ou sur le vieux bois de rameaux plus anciens. Grappes simples, courtes (3-6 cm), à axes très grêles, pubérulents, à poils étoilés, portant 5-6 fleurs exclusivement ♂ ou ♀. Fleurs de taille variable (7-9 mm sans les appendices), pédicellées (1,5-5 mm), rouges en dehors, roses en dedans, légèrement charnues, parsemées à l'extérieur et à l'intérieur de poils écailleux-étoilés ; calice campanulé en tube haut et étroit, divisé au-dessus du milieu en 5 lobes, irréguliers (1-2,5 mm de hauteur, 0,8-1,5 mm de largeur), longuement appendiculés ; appendices caducs de 1,7-3 mm, aplatis, allongés, parfois lobés et à bords dentés. Fleurs ♂ : androcée de 2-2,8 mm de hauteur, ne dépassant pas le tube du calice ; androphore haut de 1 mm à base globuleuse ou sphérique parfois marquée de profonds sillons, parsemée de petites excroissances verruqueuses, prolongée par un stipe court (0,8 mm) et lisse portant 5 étamines de 1 mm

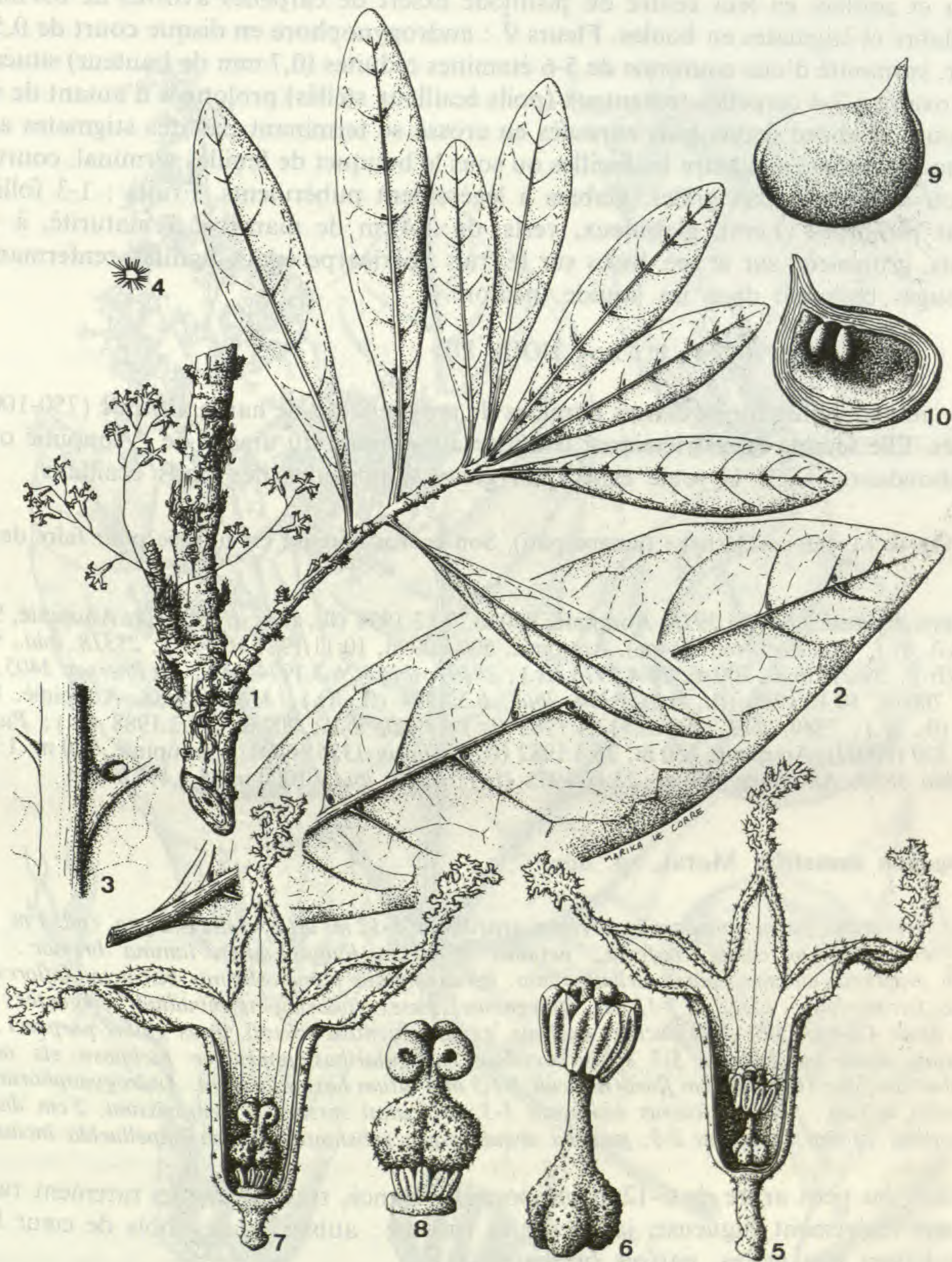


Fig. 1. — **Acropogon aoupiniensis** Morat : **1,** rameau fleuri × 0,5 ; **2,** feuille longue de 15 cm, face inférieure ; **3,** domatie à la face inférieure d'une feuille × 5 ; **4,** détail d'un poil écailleux × 30 ; **5,** fleur ♂ en coupe × 5 ; **6,** détail de l'androcée × 10 ; **7,** fleur ♀ en coupe × 5 ; **8,** détail de l'androgynophore surmonté des étamines et carpelles × 10 ; **9,** follicule, vue externe × 0,5 ; **10,** follicule en coupe × 0,5. (1, 3-10, *Morat 5088* ; 2, *McPherson 3411*).

de hauteur et coiffées en leur centre du pistillode exsert de carpelles avortés de 0,4 mm de hauteur, glabre et stigmates en boules. Fleurs ⚥ : androgynophore en disque court de 0,5 mm de hauteur, surmonté d'une couronne de 5-6 étamines réduites (0,7 mm de hauteur) située à la base d'un ovaire à 3-4 carpelles tomenteux (poils écailleux stellés) prolongés d'autant de styles épais et courts d'abord droits puis enroulés en crosse se terminant par des stigmates aigus.

Infrutescences insérées entre les feuilles ou sous le bouquet de feuilles terminal, courtes de 2-4 cm, non ramifiées ; axes grêles, glabres à légèrement pubérulents. Fruits : 1-3 follicules courtement pédicellés (1 cm), globuleux, verts, de 3-4 cm de diamètre à maturité, à peine pubérulents, grumeleux sur le sec, lisses sur le frais ; péricarpe épais, lignifié, renfermant 1-6 graines rouges baignant dans un liquide incolore.

TYPE : *MacKee 24657* (holo-, P! ; iso-, NOU!, P!).

C'est une espèce des forêts denses humides de moyenne ou de haute altitude (750-1000 m) sur schistes. Elle semble être strictement confinée au sommet du massif de l'Aoupinié où elle est très abondante. C'est la seule espèce du genre à posséder des poils écailleux.

NOM VERNACULAIRE : « Dernyi » (langue pati). Son écorce fibreuse est utilisée pour faire des liens variés.

MATÉRIEL ÉTUDIÉ[1] : *Bamps 5918*, Aoupinié, 850 m, 7.12.1977 (fl., fr.) ; *Hoff 3232*, Aoupinié, 950 m, 9.12.1980 (fl., fr.) ; *MacKee 24657* (type), Aoupinié, 500-600 m, 10.11.1971 (fl., fr.) ; *25318, ibid.*, 900 m, 26.4.1972 (fr.) ; *26621, ibid.*, 700 m, 28.4.1973 (fr.) ; *28391, ibid.*, 26.3.1974 (fl.) ; *McPherson 3405, 3411*, Aoupinié, 700 m, 10.12.1980 (fl., fr.) ; *6354, ibid.*, 6.3.1984 (fl., fr.) ; *Morat 5088*, Aoupinié, 800 m, 20.7.1976 (fl., fr.) ; *7349, ibid.*, 700 m, 13.4.1983 (fr.) ; *7980, ibid.*, 900 m, 17.3.1988 (fr.) ; *Pusset & Chauvière 320* (NOU), Aoupinié, 650 m, 26.5.1982 (fr.) ; *Suprin 1326* (NOU), Aoupinié, 970 m, 1.9.1981 (fr.) ; *Veillon 3873*, Aoupinié, 900 m, 23.10.1978 (fr.) ; *6347, ibid.*, 1000 m, 5.5.1987 (fr.).

Acropogon domatifer Morat, *sp. nov.*

Frutex vel arbor parva monocaulis arrecta gracillima 5-12 m alta ; folia magna (ad 1 m longa) simplicia, versus apicem caulis conferta ; petiolus 20-40 cm longus quam lamina brevior ; lamina 60 × 50 cm, trilobata, utrinque sparse stellato-piloso, infra domatiis numerosissimis instructa. Inflorescentiae paniculatae pyramidales, 15-25 × 7-12 cm, polygamae, bases foliorum terminalium cingentes ; flores pedicellati parvi 4,5-6 cm alti appendicibus exclusis, extra tomentosi roseoli, intus glabri purpurei ; calyx campanulatus supra medium in 5-7 lobis brevibus triangularibus appendice lacinioso eis aequanti terminantibus divisus. Androphorum floris masculi 1-1,5 mm altum basi dilatatum. Androgynophorum floris hermaphroditi nullum ; folliculi fructus compositi 1-3, orbiculati sessiles tomentosissimi, 2 cm diametro, pericarpio tenui (1 mm) ; semina 2-5, punicea deinde nigra substantia gelinea impellucida inclusa.

Arbuste ou petit arbre de 5-12 m, monocaule, élancé, très grêle, très rarement ramifié ; écorce grise légèrement rugueuse, jaune sur la tranche ; aubier jaune ; bois de cœur blanc ; racines échasses peu nettes, parfois présentes.

Feuilles grandes (jusqu'à 1 m avec le pétiole), simples, pétiolées. Pétioles de 20-40 cm de longueur, plus court que le limbe, épais, robuste, ligneux, glabre et lisse. Limbe jusqu'à

1. Tous les échantillons cités dans cet article sont déposés à Paris (P) à l'exception de ceux qui ont un autre sigle d'herbier de dépôt.

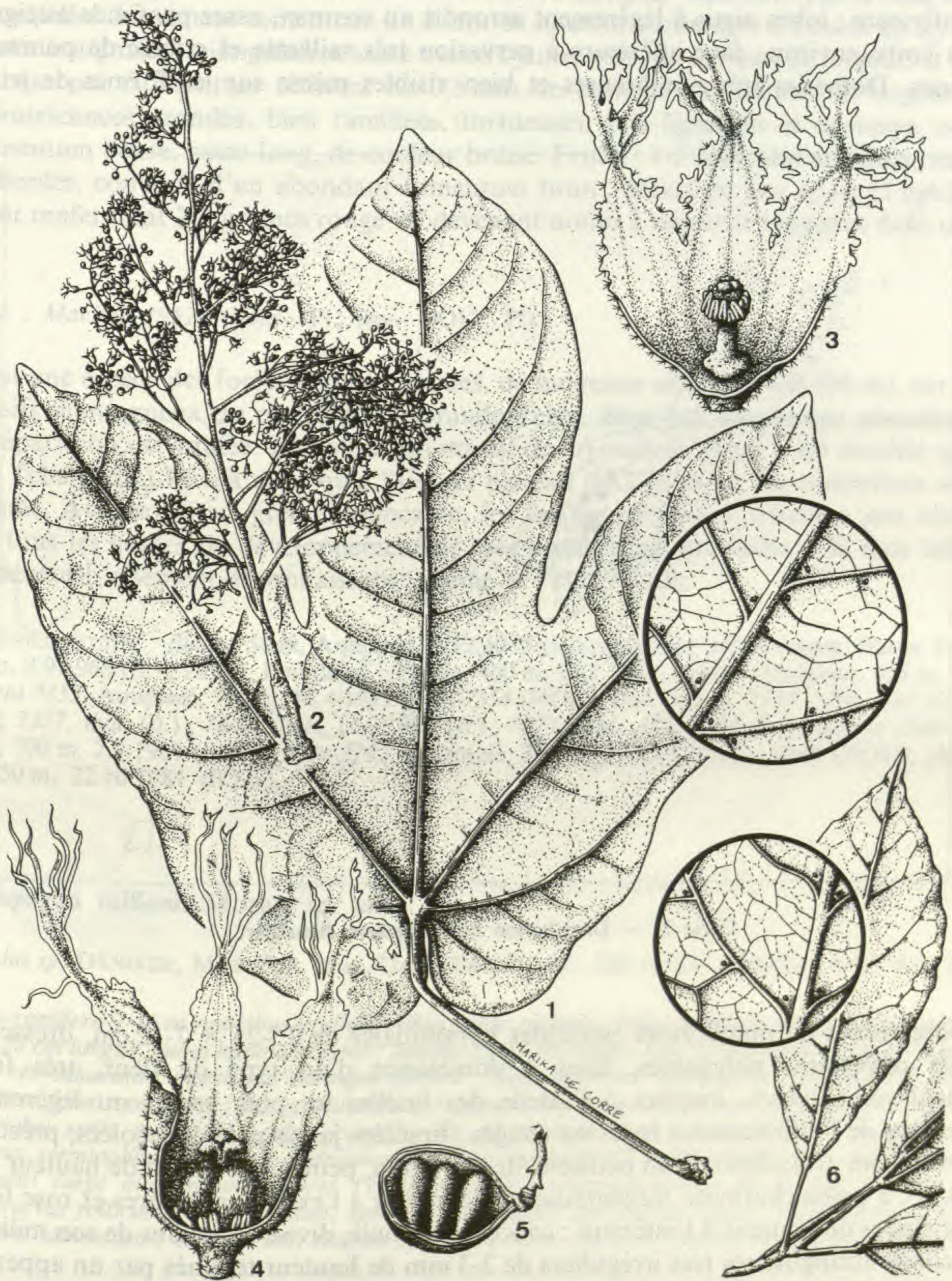


Fig. 2. — **Acropogon domatifer** Morat : **1,** feuille, face inférieure et détail des domaties × 0,3 ; **2,** inflorescence × 0,5 ; **3,** fleur ♂ en coupe × 6 ; **4,** fleur ♀ en coupe × 6 ; **5,** follicule en coupe et graines × 0,7 ; **6,** forme de jeunesse des feuilles (face inférieure) et détail des domaties × 1. (1, *MacKee 31860* ; 2, *Veillon 2732* ; 3, *Suprin 1340* ; 4, *MacKee 19520* ; 5, *Bamps 5949* ; 6, *Veillon 2732*).

60 × 50 cm, chartacé à modérément coriace, revêtu de quelques poils stellés épars sur les deux faces, à base bien cordée, trilobé, avec parfois 2 amorces de lobes surnuméraires en position latérale inférieure ; lobes aigus à légèrement arrondis au sommet, assez profonds atteignant le milieu du limbe environ ; face inférieure à nervation très saillante et criblée de ponctuations glanduleuses. Domaties très nombreuses et bien visibles même sur les formes de jeunesse.



Carte 2. — Distribution de **Acropogon domatifer.**

Inflorescences en nombreuses panicules pyramidales de 15-25 × 7-12 cm, dressées dans toutes les directions, polygames, mais à dominance d'un type de fleur, très fournies, entièrement tomenteuses, insérées à l'aiselle des feuilles les plus basses ou légèrement en dessous ; axes de l'inflorescence roses ou rouges ; bractées jaune pâle, lancéolées, précocement caduques ; fleurs articulées sur un pédicelle de 1,5-3 mm, petites (4,5-6 mm de hauteur sans les appendices), à peine charnues, tomenteuses et rose clair à l'extérieur, glabres et rose foncé ou rose pâle striées de pourpre à l'intérieur ; calice campanulé, divisé au-dessus de son milieu en 5-7 lobes courts triangulaires très irréguliers de 2-3 mm de hauteur teminés par un appendice de couleur pourpre, très lacinié et frisé presque aussi long que les lobes. Fleurs ♂ : androcée de 2 mm de hauteur ne dépassant pas le tube du calice ; androphore mesurant 1-1,5 mm de hauteur à base légèrement évasée, glabre, mais papilleux, prolongé par un stipe glabre, grêle, lui-même surmonté de la couronne staminale entourant le pistillode saillant et exsert composé

de carpelles rudimentaires prolongés par autant de styles et stigmates jaune pâle en boules bien visibles. Fleurs ⚥ : gynécée de 3-3,5 mm de hauteur, sessile, ne dépassant pas le tube du calice, de 3-4 carpelles densément tomenteux de 2 mm de hauteur surmontés d'autant de styles hauts de 1,2 mm à stigmates triangulaires assez massifs jaune pâle, de 0,4 mm de largeur, et entourés à leur base par 5 étamines réduites de 0,5 mm de hauteur sur autant de largeur.

Infrutescences grandes, bien ramifiées, tortueuses, peu lignifiées et épaissies, couvertes d'un tomentum dense, assez long, de couleur brune. Fruits : 1-3 follicules arrondis, sessiles ou peu pédicellés, couverts d'un abondant tomentum brun ; péricarpe peu épais (1 mm), rose à l'intérieur renfermant 2-5 graines rouge vif devenant noires à maturité baignant dans une gelée opaque.

TYPE : *MacKee 19520* (holo-, P! ; iso-, NOU!, P!).

C'est une espèce des forêts denses humides, de moyenne altitude (400-800 m), sur schistes des massifs montagneux du centre de la Grande Terre. Bien que localement abondante, son aire de répartition est limitée. En dehors du massif de l'Aoupinié, elle n'a été récoltée que dans la haute Tchamba, à Povila ainsi qu'à l'Est du plateau de Tango sur les contreforts schisteux du Grandié. Avec son port grêle, monocaule, ses feuilles nettement trilobées peu coriaces et ayant à tous les stades de développement de très nombreuses domaties à la face inférieure, cette espèce est aisément reconnaissable même à l'état stérile.

MATÉRIEL ÉTUDIÉ : *Bamps 5949*, Aoupinié, 8.12.1977 (fr.) ; *MacKee 19520* (type), Haute Tchamba, 400-500 m, 8.9.1968 (fl.) ; *28142*, Poindimié : Povila, 400 m, 18.1.1974 ; *31860*, Aoupinié, 600 m, 8.9.1976 (fl.) ; *Morat 7353*, Aoupinié, 750 m, 14.4.1983 (fr.) ; *7354* (NOU), *ibid.* (stér.) ; *7355, 7356, ibid.* (formes de jeunesse) ; *7357, ibid.* (fl.) ; *7841, ibid.*, 14.9.1984 (fl.) ; *7971, ibid.*, 17.3.1988 (fr.) ; *Suprin 1340* (NOU), Aoupinié, 700 m, 2.9.1981 (fl.) ; *Veillon 2732*, Aoupinié, 700 m, 27.9.1972 (fl.) ; *4690* (NOU), plateau de Tango, 650 m, 22.10.1981 (fl.).

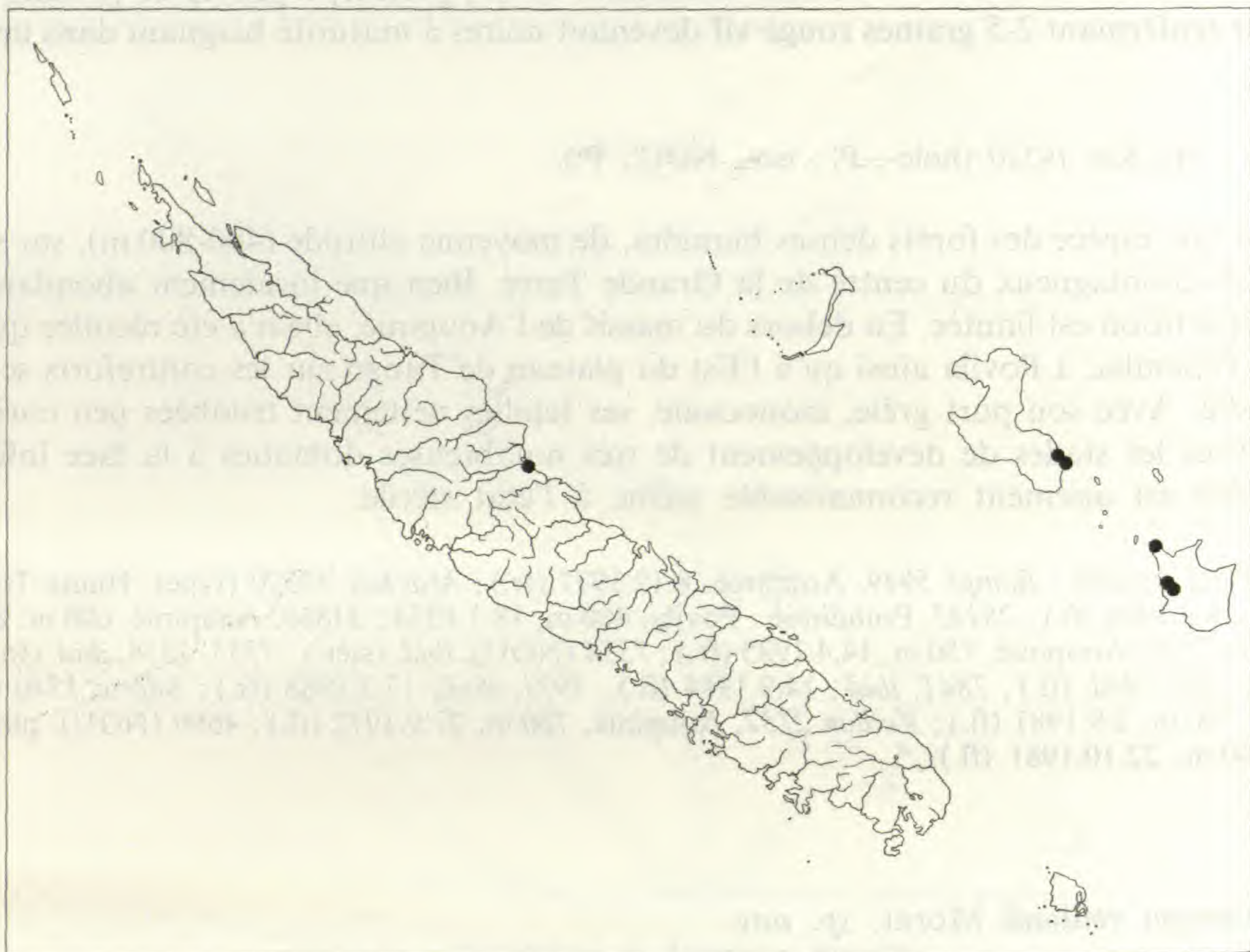
Acropogon veillonii Morat, *sp. nov.*

— *Sterculia sp.* DÄNIKER, Mitt. Bot. Mus. Univ. Zürich 142 : 266 (1933) ; *Däniker 2066*, Roo (Maré).

Arbor ramifera 7-16 m radicibus gralliformibus valde evolutis ; folia simplicia integra, 20-50 cm longa ; petiolus 9-20 cm longus, quam lamina brevior ; lamina 15-25 cm longa, basi cordiformis vel subcordata, apice rotundata vel subacuta, chartacea, utrinque glabra ; inflorescentiae paniculatae pyramidales pendentes axillares inter folia terminales ; flores pedicellati, 9-10 mm alti, fragrantes, lutei, carnosi, extra tomentosi, intus subglabri striis purpureis ; calyx cupuliformis ad medium in 5-7 lobis margine dentata sed sine appendicibus terminalibus divisus ; androphorum floris masculi 2,5-3 mm altum basi dilatatum. Flores hermaphroditi saepe aliquantum majores (9,5-11 mm alti) androgynophoro ad discum 0,5 mm crassum reducto ; fructus folliculi 2-4, pedicellati, spherici vel elongati pericarpio crasso, valde lignoso, verrucoso scabro extra tomentoso ; semina 3-6, magna (20 × 12 mm) rubra in liquido incolorato immersa.

Arbre de 7-16 m, ramifié, à tronc massif (jusqu'à 40 cm de diamètre), à écorce épaisse, rugueuse, gris pâle et rouge sur la tranche ; aubier et bois de cœur jaune ; rameaux gris très rugueux et verruqueux ; racines échasses toujours présentes et bien visibles se transformant avec l'âge en contreforts parfois importants.

Feuilles de 20-50 cm de longueur, entières, pétiolées, dressées en bouquet à l'extrémité des rameaux. Pétiole de 9-20 cm de longueur, toujours plus court que le limbe, grêle, glabre, lisse, finement cannelé et peu lignifié. Limbe de 15-25 cm de longueur sur autant de largeur, en forme de cœur (portant parfois une amorce de lobe : *MacKee 27305*, qui doit être attribué à un reste de forme de jeunesse) non ou à peine cordé à la base, arrondi ou légèrement aigu au sommet, de consistance chartacée à légèrement coriace, glabre sur les deux faces ; face inférieure criblée de glandes.



Carte 3. — Distribution de **Acropogon veillonii.**

Inflorescences en panicules polygames, pyramidales de 8-15 cm, très fournies, régulièrement étagées, grêles et élancées, entièrement tomenteuses, pendant à l'aisselle des feuilles du bouquet terminal. Fleurs articulées sur un pédicelle grêle, tomenteux, de 1-3 mm de longueur, odorantes, de taille moyenne, 9 mm de hauteur, 11-13 mm de diamètre, uniformément jaunes et densément tomenteuses à l'extérieur, striées de pourpre et parsemées de quelques poils stellés à l'intérieur, de consistance charnue et peu épaisse ; calice soudé à la base en une coupe campanulée, divisé en son milieu ou en dessous du milieu en 5-7 lobes irréguliers en largeur et hauteur, rabattus extérieurement à maturité à l'horizontale, sans appendices, mais à marges dentelées. Fleurs ♂ : androcée de 5 mm dépassant légèrement la partie soudée du calice ; androphore glabre de 2,5-3 mm de hauteur, à base élargie, surmontée d'un stipe grêle et élancé, portant au sommet 5 étamines couronnant un pistillode plus ou moins proéminent.



Fig. 3. — **Acropogon veillonij** Morat : **1,** rameau fleuri × 0,3 ; **2,** feuille, forme de jeunesse × 0,3 ; **3,** fleur ♂ × 3 ; **4,** androcée × 3 ; **5,** fleur ♀ × 3 ; **6,** fruit et graines × 0,5. (1, 3-5, *Mackee 28309* ; 2, *Morat 7734* ; 6, *Veillon 4106*).

Fleurs ⚥ : parfois de taille légèrement supérieure aux fleurs mâles ; androgynophore de 0,5 mm de hauteur surmonté d'une couronne de 5 étamines située à la base d'un ovaire de 2-4 carpelles très densément poilus prolongés d'autant de styles dressés, accolés, de 1,5-2 mm de hauteur, à stigmates renflés en boule.

Infrutescences tomenteuses de 6-12 cm de hauteur, non ou très peu ramifiées, situées en dessous ou à l'aiselle des feuilles du bouquet terminal. Fruits : 2-4 follicules pédicellés, allongés (6 × 4 cm) à sphériques, à surface bosselée, rugueuse et tomenteuse ; péricarpe épais bien lignifié renfermant 3-6 graines volumineuses (20 × 12 mm), rouges, baignant dans un liquide incolore.

TYPE : *MacKee 28309* (holo-, P! ; iso-, P!).

Cette espèce est affine de *A. bullatus* avec lequel elle a d'ailleurs été parfois confondue ; elle s'en distingue cependant par la taille des individus adultes, la forme des feuilles (longueur des pétioles, nervation et forme du limbe), la couleur et la taille des fleurs, et surtout par les dimensions, la forme, la consistance et le revêtement des fruits qui sont ici globuleux, ligneux et très pubescents. Elle croît, elle aussi, à proximité de la mer, mais au sommet des falaises, dans les forêts sur éboulis rocheux calcaires à *Araucaria columnaris* de Lifou et Maré (Iles Loyauté). La présence de cette espèce en un seul point de la Grande Terre à 300 m d'altitude sur les falaises schisteuses de Nato dans la région de Ponérihouen, sous forme d'une petite population homogène peut s'interpréter comme une dissémination fortuite, réussie grâce à certains pigeons des Iles Loyauté dont la présence a été signalée précisément dans cette région.

A Maré, son bois tendre est utilisé pour la fabrication des battes de cricket. Les fruits sont très rarement intacts car très appréciés de certains animaux (chauve-souris, rats, escargots ?).

NOMS VERNACULAIRES : « Dewi, Drewi » (Maré).

MATÉRIEL ÉTUDIÉ : *Däniker 2666*, Roo (Maré), 7.1.1926 (fl., fr.) ; *MacKee 27305*, Cap des Pins (Lifou), 60 m, 2.9.1973 (stér.) ; *28309* (type), *ibid.*, 22.1.1974 (fl., fr.) ; *31551*, hauteurs de Nato, Ponérihouen, 300 m, 14.7.1976 (stér.) ; *32872*, *ibid.*, 6.3.1977 (fr.) ; *Morat 7733*, Nécé (Maré), 80 m, 22.3.1984 (fr.) ; *7734*, *ibid.* (forme de jeunesse) ; *Schmid 1862* (NOU), Cap des Pins (Lifou), 20.11.1966 (stér.) ; *Veillon 4106*, Cap des Pins (Lifou), 5.10.1979 (fl., fr.) ; *4166*, *ibid.* (fr.).

REMERCIEMENTS : Dr. H. S. MACKEE a traduit les diagnoses latines et a bien voulu relire le texte pour en corriger les imperfections. Mademoiselle M. CHALOPIN a vérifié tout le matériel d'herbier.

BIBLIOGRAPHIE

BAKER, E. G., 1921. — Polypetalae. *In* Systematic Account of the Plants collected in New Caledonia and the Isle of Pines by R. H. COMPTON M. A. 1914. *Journ. Linn. Soc., Bot.* 45 : 245-417.

BENTHAM, G. & HOOKER, J. D., 1862. — Sterculiaceae. *Genera Plantarum* 1 : 214-228, London.

DÄNIKER, A. U., 1933. — Ergebnisse der Reise von Dr. A. U. Däniker nach Neu-Caledonien und den Loyalty-Inseln (1924/6). 4. Katalog der Pteridophyta und Embryophyta siphonogama. III. Sterculiaceae : 264-266. *In* : *Mitt. Bot. Mus. Univ. Zürich* 142 : 237-338 ; *Beiblatt zur Vierteljahrsschrift der Naturforschenden Gesellschaft in Zürich*, 19 Jb. 78.

GUILLAUMIN, A., 1911. — Catalogue des plantes phanérogames de la Nouvelle-Calédonie et Dépendances. *Ann. Mus. Col. Marseille* 19 (1) : 32-33.

GUILLAUMIN, A., 1920*a*. — Contribution à la flore de la Nouvelle-Calédonie. 31. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris* 26 : 254-261.

GUILLAUMIN, A., 1920*b*. — Matériaux pour la flore de la Nouvelle-Calédonie. XI. Révision et critique des Sterculia. *Bull. Soc. Bot. France* 67 : 121-124.

GUILLAUMIN, A., 1948. — *Flore analytique et synoptique de la Nouvelle-Calédonie*, O.R.S.C., Paris.

HOOKER, J. D., 1894. — Sterculia autrocaledonica, *tab. 7382. Bot. Mag.* 120.

HUTCHINSON, J., 1967. — *The Genera of Flowering Plants* 2 : 499-519, Oxford.

MORAT, PH., 1986. — Rappel historique du genre Sterculia L. en Nouvelle-Calédonie et réhabilitation du genre Acropogon Schltr. (Sterculiaceae). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4ᵉ sér., 8, 1986, sect. B, *Adansonia*, 4 : 357-364.

MÜLLER, F. von, 1886. — Observations on some Papuan and Polynesian Sterculiaceae. *The Victorian naturalist* 3 (4) : 45-50.

SCHLECHTER, R., 1907. — Beiträge zur Kenntnis der Flora von Neu-Kaledonien. *Bot. Jahrb.* 39 : 1-274.

SCHUMANN, K., 1895. — Sterculiaceae. *In* ENGLER & PRANTL, *Die natürlichen Pflanzenfamilien* 3 (6) : 69-99, Leipzig.

SEBERT, H., 1874*a*. — Notice sur les bois de la Nouvelle-Calédonie. *Rev. Marit. Colon.* 40 : 552-611.

SEBERT, H., 1874*b*. — *Notice sur les bois de la Nouvelle-Calédonie*. 276 p., Paris.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **10**, 1988,
section B, *Adansonia*, n° 2 : 105-119

Espèces nouvelles du genre *Foetidia (Lecythidaceae)* de Madagascar

J. Bosser

Résumé : Description de 10 espèces et d'une variété nouvelles de *Foetidia (Lecythidaceae)* de Madagascar.

Summary : Description of 10 new species and a new variety of *Foetidia (Lecythidaceae)* from Madagascar.

Jean Bosser, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 Paris, France.

Le genre *Foetidia* comptait, jusqu'à présent, 4 espèces de Madagascar, 2 espèces des îles Mascareignes (1 de La Réunion et Maurice, 1 de Rodrigues) et 1 espèce d'Afrique de l'Est décrite récemment.

Entre 1954 et 1966, des récoltes importantes de plantes se rattachant à ce genre ont été faites par le Service des Eaux et Forêts de Madagascar, dont les principales sont dues à R. Capuron. Ce matériel n'avait jusqu'à présent pas été étudié. Bien qu'il ne soit pas extrêmement abondant, il est étonnant de voir le nombre d'espèces non connues, certaines très caractéristiques, qu'il comprend.

Les *Foetidia* sont des arbustes ou des arbres, parfois de grande taille, de la forêt de basse altitude de l'Ouest et de l'Est. Une seule espèce, *F. clusioides* se trouve en altitude jusqu'à 1000 m dans l'Est. Cette forêt a été défrichée dans sa plus grande partie sur toute l'île, ce qui explique que peu d'échantillons aient été récoltés et que la plupart des espèces ne soient connues que par un nombre restreint de récoltes, voire par une seule. Il est donc rare de pouvoir observer à la fois tous les caractères concernant l'espèce, c'est-à-dire, essentiellement, les fleurs et les fruits. Cependant, étant donné que les chances de compléter ces récoltes se font de plus en plus minces à cause du recul constant des vestiges forestiers dans ces régions, il nous a semblé utile de décrire ces espèces chaque fois que des caractères distinctifs, même en nombre restreint, étaient observables. Par exemple, quand des fruits suffisamment développés étaient disponibles. L'étude de la feuille et de sa nervation s'est révélée aussi intéressante, et elle devrait être complétée ultérieurement.

Il était nécessaire de décrire ces arbres, parfois de première grandeur, pour que l'attention des forestiers et des botanistes soit attirée sur leur existence, et qu'ils soient recherchés sur le terrain, afin éventuellement de les protéger de la disparition.

Foetidia dracaenoides Capuron ex Bosser, *sp. nov.* — Fig. 1.

Frutex 3-4 m altus vel arbuscula 7-8 m alta ; folia glabra, sessilia, coriacea, anguste obovata, apice obtusa vel rotundata, basin versus rotundata, costa media excentrica, nervis lateralibus numerosis, adscendentibus, anastomosantibus ; inflorescentiae axillares, uniflorae ; pedicelli puberuli, 3-8 mm longi ; bracteolae duae, ad basin receptaculi insertae, lineares, 4-7 mm longae ; sepala quatuor, patentia, lanceolata, acuta, 15-18 × 4-6 mm ; petala deficientia ; stamina circa 70, 5-12 mm longa ; antherae oblongae, ± 1 mm longae ; discus rotundatus, 4-5 mm in diametro ; ovarium biloculare, 4-5 mm altum, tetragonum, subquadrialatum ; stylus 10-13 mm longus, bifidus ; placentatio axilis, 8-12 ovula pro placenta ; fructus maturus ignotus.

TYPE : *Capuron 23005 SF*, Montagne des Français, vallon de l'Andavakoera (Diégo Suarez), Madagascar, 20.12.1963 (holo-, P ; iso-, B, BR, G, K, L, MO, P, PRE, TEF, WAG).

Arbuste haut de 3-4 m ou petit arbre de 7-8 m. Rameaux jeunes grêles, pubérulents, grisâtres. Feuilles glabres, coriaces, sessiles, étroitement obovales, obtuses, arrondies, parfois faiblement apiculées au sommet, un peu rétrécies et arrondies à la base, 1,2-6 × 0,4-1,7 cm, un peu dissymétriques ; nervure médiane faiblement proéminente sur la face supérieure, un peu déprimée sur la face inférieure ; nervures secondaires fines, fortement ascendantes et anastomosées, aboutissant à une nervure intramarginale, faiblement proéminentes sur les 2 faces sur le sec ; marges entières un peu révolutées sur le sec. Inflorescences uniflores, axillaires ; pédicelles aplatis, pubérulents ; bractéoles linéaires, persistantes, à marges ciliolées, terminées par une pointe rougeâtre (glande) parfois recourbée. Boutons floraux ovoïdes. Réceptacle obconique, haut de ± 5 mm, à 4 côtes anguleuses, pubérulentes. Sépales 4, un peu inégaux, lancéolés-aigus, à sommet muni d'une petite glande rougeâtre, à nervures ± parallèles, ascendantes, anastomosées, saillantes sur le sec. Etamines environ 70 ; filets grêles, glabres, longs de 5-12 mm ; anthères oblongues, arrondies, longues de ± 1 mm, à déhiscence latérale, connectif très court, l'anthère ainsi bilobulée au sommet et à la base. Disque plan, arrondi. Style filiforme, glabre, long de 10-13 mm, bifide ; stigmates ponctiformes. Ovaire biloculaire, à placentas axiles portant chacun 8-12 ovules. Fruit (jeune) obpyramidal, brun clair, tétragone, haut de 5,5-6 mm, à sépales peu accrescents.

Espèce endémique de Madagascar, très caractéristique. Les feuilles, rassemblées en bouquet au sommet des rameaux, à nervation secondaire très ascendante, font penser à des feuilles de *Dracaena (Liliaceae)* (d'où le nom spécifique proposé par CAPURON, *in sched.*) ou de certains *Ludia (Flacourtiaceae)* de Madagascar. Toutes les récoltes viennent de la région d'Antsiranana (Diégo Suarez). C'est une plante calciphile, qui semble ne se trouver que sur les formations calcaires du N. de l'île.

MATÉRIEL ÉTUDIÉ. — MADAGASCAR : *Capuron 23005 SF*, Montagne des Français, vallon de l'Andavakoera, Diégo Suarez, 20.12.1963 (type), fl. ; *Capuron 24429 SF*, Montagne des Français, plateau supérieur de l'Anosiravo, 28.1.1966, fl. ; *Capuron 24453 bis SF*, massif de l'Ambongoabo, à l'O. de Diégo Suarez, 26.1.1966, stérile ; *H. Humbert 19227 bis*, collines et plateaux calcaires de l'Analamera (Province de Diégo Suarez), forêt tropophile, janv. 1938, stérile.

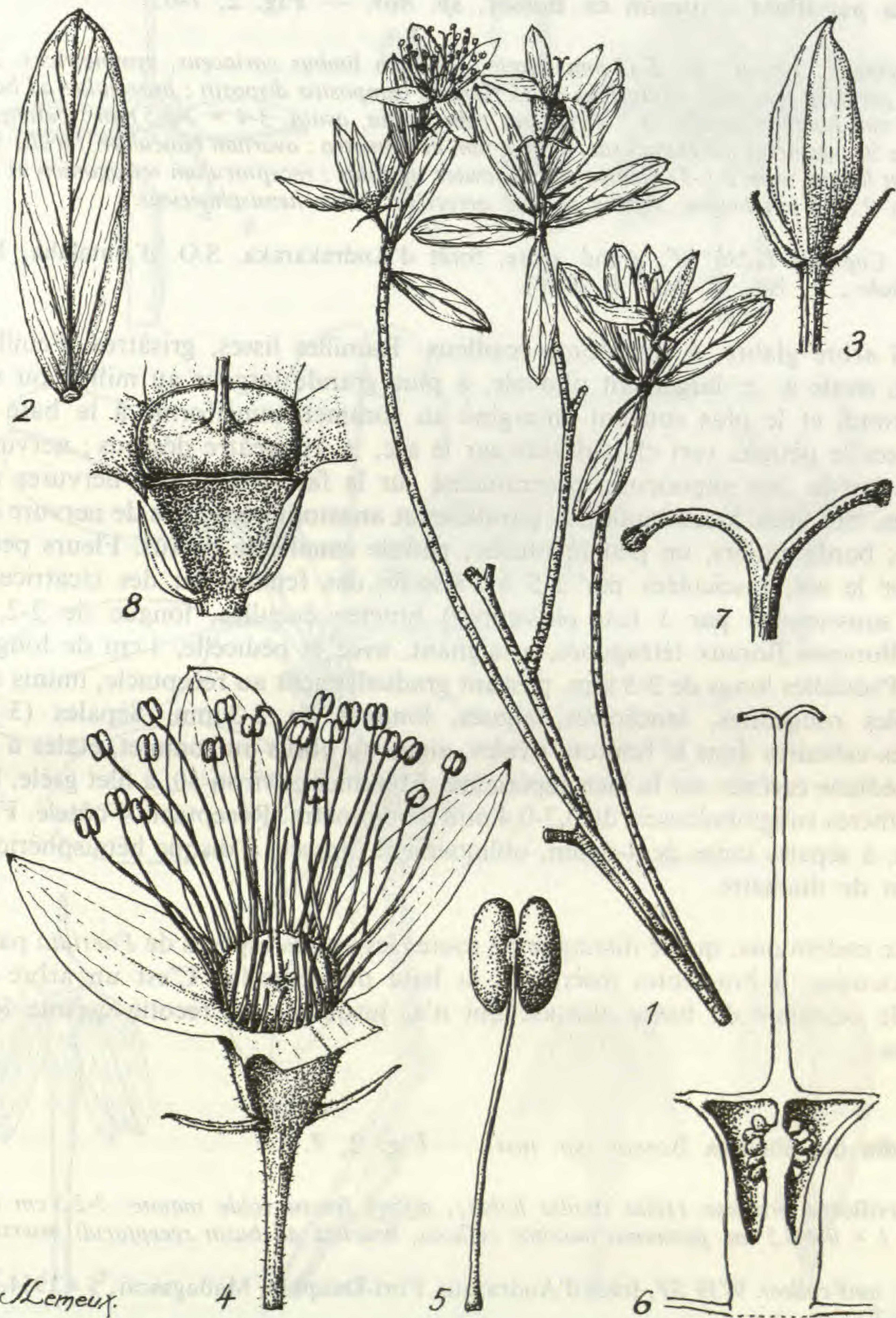


Fig. 1. — **Foetidia dracaenoides** : **1**, rameau fleuri × 2/3 ; **2**, feuille, face supérieure × 2 ; **3**, bouton × 2 ; **4**, fleur épanouie, un sépale coupé × 3 ; **5**, étamine × 10 ; **6**, coupe longitudinale de l'ovaire × 4 ; **7**, détail du style × 10 ; **8**, jeune fruit, les sépales enlevées × 4. (1-8, *Capuron 23005 SF*, P).

Foetidia parviflora Capuron ex Bosser, *sp. nov.* — Fig. 2, *1-6*.

Arbor grandis ; petioli (3-) 5-12 mm longi ; foliorum limbus coriaceus, symmetricus, 2,5-6 × 1,3-4 cm ; flores parvi, in fasciculis axillaribus a 2-5 floribus compositis dispositi ; bracteolae ad basin pedicelli insertae, 2-3 mm longae ; sepala (3-) 4, crassa, rubescentia, ovata, 3-4 × 2-2,5 mm ; petala deficientia ; stamina circa 50 ; antherae subglobulosae, 0,3-0,4 mm in diametro ; ovarium biloculare, loculis 5-7-ovulatis ; stylus 3-4 mm longus, cum 2 (-3) ramis ; discus leviter turgidus ; receptaculum tetragonum et quadricostatum ; fructus 0,8-1,6 cm longus, sepalis oblique arrectis ; discus hemisphaericus.

TYPE : *Capuron 11236 SF*, grand arbre, forêt d'Andrakaraka, S.O. d'Antalaha, Madagascar, 21.9.1954 (holo-, P ; iso-, K, MO, P, TEF).

Grand arbre glabre, à rhytidome écailleux. Ramilles lisses, grisâtres. Feuilles à limbe symétrique, ovale à ± largement obovale, à plus grande largeur au milieu ou un peu au-dessus, arrondi et le plus souvent émarginé au sommet, cunéiforme à la base et un peu décurrent sur le pétiole, vert clair dessus sur le sec, ± rougeâtre dessous ; nervure médiane canaliculée sur la face supérieure, proéminente sur la face inférieure ; nervures secondaires nombreuses, très fines, ascendantes, ± parallèles et anastomosées ; pas de nervure intramarginale nette ; bords entiers, un peu révolutés ; pétiole canaliculé dessus. Fleurs petites, rouge sombre sur le sec, fasciculées par 2-5 à l'aisselle des feuilles ou des cicatrices foliaires ; fascicules sous-tendus par 1 (ou plusieurs ?) bractée cucullée, longue de 2-2,5 mm, très caduque. Boutons floraux tétragones, atteignant, avec le pédicelle, 1 cm de longueur avant l'anthèse. Pédicelles longs de 2-5 mm, passant graduellement au réceptacle, munis à la base de 2 bractéoles rougeâtres, lancéolées, aiguës, longues de 2-3 mm. Sépales (3-) 4, épais, indupliqués-valvaires dans le bouton, ovales, aigus ou obtus au sommet, étalés à l'anthèse, à nervure médiane carénée sur la face supérieure. Etamines environ 50, à filet grêle, long de 1,5-3 mm ; anthères subglobuleuses, de 0,3-0,4 mm de diamètre. Réceptacle 4-côtelé. Fruit long de 0,8-1,6 cm, à sépales longs de 4-5 mm, obliquement dressés, à disque hémisphérique, bombé, de 3-4 mm de diamètre.

Espèce endémique, qui se distingue de toutes les autres espèces de *Foetidia* par ses petites fleurs fasciculées, à bractéoles insérées à la base du pédicelle. C'est un arbre de la forêt ombrophile orientale de basse altitude qui n'a, jusqu'ici, été récolté qu'une fois au S.O. d'Antalaha.

Foetidia delphinensis Bosser, *sp. nov.* — Fig. 2, 7.

F. parviflorae *proxima (folia similia habet), differt fructu valde maiore, 2-2,5 cm longo, sepalis maioribus, 1 × 0,4-0,5 cm, postremo maxime reflexis, bracteis ad basin receptaculi insertis.*

TYPE : *sans collect. 9739 SF*, forêt d'Andrazato, Fort-Dauphin, Madagascar, 5.4.1954, fr. (holo-, P ; iso-, P, TEF).

Arbre ; écorce des rameaux finement papilleuse. Feuilles à limbe vert grisâtre dessus, coriace, symétrique, elliptique à obovale, 2,5-5,5 × 1,3-3,2 cm, à plus grande largeur au milieu

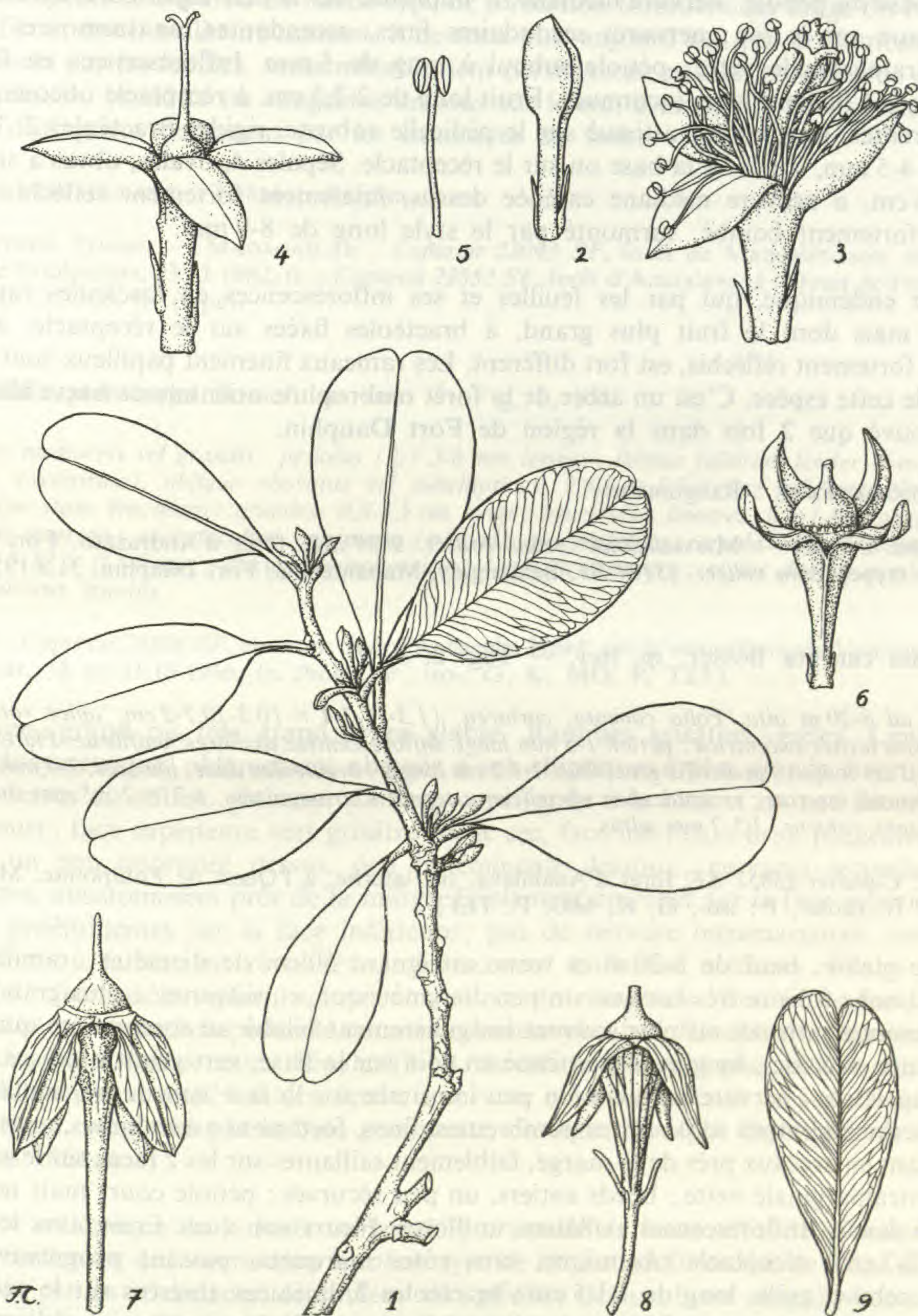


Fig. 2. — **Foetidia parviflora : 1,** rameau en boutons × 1 ; **2,** bouton floral × 4 ; **3,** fleur à l'anthèse, 2 sépales écartés × 4 ; **4,** fleur fécondée, les étamines tombées × 3 ; **5,** étamine × 10 ; **6,** fruit × 3. — **Foetidia delphinensis : 7,** fruit (bractéoles cachées sous les sépales) × 2. — **Foetidia cuneata : 8,** fruit × 5/2 ; **9,** feuille × 5/4. (1-6, *Capuron 11236 SF* ; 7, *sans collect. 9739 SF* ; 8, 9, *Capuron 23852 SF* ; P).

ou un peu au-dessus, obtus ou arrondi au sommet, cunéiforme à la base et décurrent ± jusqu'à la base du pétiole ; nervure médiane ± imprimée sur la face supérieure, carénée sur la face inférieure sur le sec ; nervures secondaires fines, ascendantes, anastomosées ; pas de nervure intramarginale nette ; pétiole subnul à long de 5 mm. Inflorescences en fascicules axillaires de 2-4 fleurs. Fleurs inconnues. Fruit long de 2-2,5 cm, à réceptacle obconique, sans côtes apparentes, longuement atténué sur le pédicelle robuste, rigide. Bractéoles 2, linéaires, longues de 4-5 mm, situées à la base ou sur le réceptacle. Sépales 4, ovales, obtus à sub-aigus, 1 × 0,4-0,5 cm, à nervure médiane carénée dessus, finalement fortement réfléchis. Disque circulaire, fortement bombé, surmonté par le style long de 8-9 mm.

Espèce endémique, qui par les feuilles et ses inflorescences en fascicules rappelle *F. parviflora*, mais dont le fruit plus grand, à bractéoles fixées sur le réceptacle, à sépales finalement fortement réfléchis, est fort différent. Les rameaux finement papilleux sont aussi un caractère de cette espèce. C'est un arbre de la forêt ombrophile orientale de basse altitude qui n'a été trouvé que 2 fois dans la région de Fort Dauphin.

NOM VERNACULAIRE : Rangomafitry.

MATÉRIEL ÉTUDIÉ. — MADAGASCAR : *sans collect. 9739 SF*, forêt d'Andrazato, Fort Dauphin, 5.4.1954, fr. (type) ; *sans collect. 13194 SF*, Bemangidy, Manantenina, Fort Dauphin, 31.3.1955, stérile.

Foetidia cuneata Bosser, *sp. nov.* — Fig. 2, *8, 9.*

Arbor ad 8-20 m alta. Folia cuneata, coriacea, (1,3-)1,7-4 × (0,5-)0,7-2 cm, apice rotundata vel bilobata, costa leviter excentrica ; petioli 1-3 mm longi. Inflorescentiae axillares, uniflorae. Flores haud visi. Fructus 1-1,3 cm longus ; pedicellis gracilibus, 1-1,5 cm longis ; bracteolae duae, lineares, 2-4 mm longae, ad apicem pedunculi insertae ; receptaculum obconicum ; sepala 4, triangularia, 4-7 × 2-2,5 mm, subacuta, ± reflexa ; discus conicus, 1,5-2 mm altus.

TYPE : *Capuron 23852 SF*, forêt d'Analalava, sur latérite, à l'Ouest de Foulpointe, Madagascar, 20.11.1964, fr. (holo-, P ; iso-, G, K, MO, P, TEF).

Arbre glabre, haut de 8-20 m et tronc atteignant 50 cm de diamètre ; ramilles grêles, grisâtres. Limbe foliaire très coriace, un peu dissymétrique, cunéiforme, à plus grande largeur près du sommet, arrondi ou plus souvent irrégulièrement bilobé au sommet (ce qui est peut-être dû à une nécrose), longuement atténué en coin sur la base, vert grisâtre dessus, brunâtre dessous sur le sec ; nervure médiane un peu imprimée sur la face supérieure, saillante sur la face inférieure ; nervures secondaires nombreuses, fines, fortement ascendantes, anastomosées, se réunissant en arceaux près de la marge, faiblement saillantes sur les 2 faces sur le sec ; pas de nervure intramarginale nette ; bords entiers, un peu récurvés ; pétiole court mais net, un peu canaliculé dessus. Inflorescences axillaires, uniflores. Fleurs non vues. Fruit, avec le pédicelle, long de 2-3 cm ; réceptacle obconique, sans côtes marquées, passant progressivement au pédicelle, celui-ci grêle, long de 1-1,5 cm ; bractéoles 2, linéaires, insérées sur le pédicelle, au sommet ou près du sommet. Sépales 4, triangulaires, ± réfléchis, à nervure médiane saillante dessus. Disque conique ; base du style persistante.

Espèce endémique de la forêt ombrophile orientale de basse altitude, sur les collines

latéritiques de l'Ouest de Foulpointe. Elle a des affinités avec *F. parviflora* et *F. delphinensis*. Ces trois espèces font partie du même type de formation forestière qui longe du Nord au Sud la côte Est et dont, malheureusement, il ne reste plus aujourd'hui que des lambeaux. Elles se rapprochent par les feuilles, vraisemblablement persistantes, petites, coriaces, de couleur vert grisâtre dessus, brunâtre ou rougeâtre dessous sur le sec, à nervation fine, ascendante. Mais elles se distinguent nettement par les caractères du fruit.

NOM VERNACULAIRE : Tsihafotrahafotra.

MATÉRIEL ÉTUDIÉ. — MADAGASCAR : *Capuron 22093 SF*, forêt de Mangalimasoa, sur latérite, à l'Ouest de Foulpointe, 23.11.1962, fr. ; *Capuron 23852 SF*, forêt d'Analalava, à l'Ouest de Foulpointe, sur latérite, 20.11.1964, fr. (type).

Foetidia pterocarpa Bosser, *sp. nov.* — Fig. 3, *4-6*.

Arbor mediocris vel grandis ; petiolus (2-) 3-6 mm longus ; limbus foliorum leviter inaequalis (costa media ± excentrica), oblique obovatus vel subellipticus, 2,5-6 × 1,3-3 cm ; inflorescentiae uniflorae ; pedicelli (in statu fructifero) graciles, 0,5-1,5 cm longi ; bracteolae lineares, 0,5-1 cm longae, ad basin receptaculi insertae ; receptaculum conspicue (tri- ad) quadrialatum ; sepala (3-) 4, ovata, acuta vel subacuta, 8-12 × 0,5-8 mm ; discus hemisphaericus, 4 mm in diametro ; stylus duobus ramis bifurcatis ; fructus maturus ignotus.

TYPE : *Capuron 24896 SF*, environs Sud d'Antsirabe Nord, sur la nouvelle route Vohémar-Sambava, Madagascar, 18 et 21.10.1966, fr. (holo-, P ; iso-, G, K, MO, P, TEF).

Moyen, grand ou très grand arbre glabre. Ramilles grisâtres, grêles. Limbe foliaire coriace, dissymétrique, obliquement obovale à sub-elliptique, à plus grande largeur généralement au-dessus du milieu, obtus au sommet, cunéiforme à la base et un peu décurrent sur le pétiole court ; face supérieure vert grisâtre sur le sec, face inférieure brun rougeâtre ; nervure médiane un peu imprimée dessus, peu proéminente dessous ; nervures secondaires fines, ascendantes, anastomosées près de la marge, faiblement en relief sur la face supérieure sur le sec, non proéminentes sur la face inférieure ; pas de nervure intramarginale nette ; bords entiers, non ou faiblement révolutés. Inflorescences axillaires, uniflores. Fleurs non vues. Pédicelle du fruit grêle, aplati, nettement distinct du réceptacle. Bractéoles linéaires, fines, insérées près du sommet du pédicelle ou une nettement plus bas. Réceptacle obpyramidal, haut de 0,8-1 cm, à (3-) 4 ailes nettes. Sépales (3-) 4, exceptionnellement plus, ovales, aigus ou subaigus, obliquement dressés à étalés, épais, à nervure médiane carénée dessus. Disque bombé, hémisphérique, surmonté par la base persistante, conique, du style. Style long de 7-9 mm, à 2 branches bifides.

Espèce endémique de la forêt ombrophile orientale de basse altitude. Comme les trois espèces précédentes, qui vivent dans le même type de formation forestière de basse altitude, les feuilles sont petites et coriaces, de couleur vert grisâtre dessus, brun rougeâtre dessous, mais chez *F. pterocarpa*, elles sont nettement dissymétriques. Par ailleurs, l'espèce se distingue facilement à son fruit à réceptacle ailé. Elle n'est connue que du N.E. de l'île.

NOM VERNACULAIRE : Telovihy.

MATÉRIEL ÉTUDIÉ. — MADAGASCAR : *Capuron s.n.*, Andrakaraka, S.O. d'Antalaha, fr. ; *Capuron 24896 SF*, environs Sud d'Antsirabe Nord, sur la nouvelle route Vohémar-Sambava, 18 et 21.10.1966, fr. (type).

Foetidia capuronii Bosser, *sp. nov.* — Fig. 3, *1-3*.

Arbor mediocris, glabra. Folia papyracea, elliptica vel obovata, 9-19 × 3,7-7 cm, acuminata, basin versus cuneata, costa media excentrica ; petioli 0-3 mm longi. Inflorescentiae axillares, uniflorae. Flores haud visi. Fructus juveniles graciliter pedicellati, pedicellis 1,5-2,5 cm longis ; sepala 4, patentia, lanceolata, subacuta, 2-2,3 × 0,7-1 cm ; receptaculum obpyramidale, 4-costatum ; bracteolae duae, lineares, 3 mm longae, ad apicem pedunculi insertae ; discus subquadratus, 4 mm latus ; stylus 1 cm longus, ramis bifidis 2,5-3 mm longis ; ovarium 4-loculare, loculis 5-6-ovulatis.

TYPE : *Capuron 24634 SF*, forêt d'Andrakaraka, sur latérite de basalte, près d'Antalaha, Madagascar, 18.4.1966, fr. jeune (holo-, P ; iso-, P, TEF).

Petit arbre glabre, à ramilles brunâtres. Limbe foliaire papyracé, plus clair dessous, elliptique à obovale, dissymétrique, 9-19 × 3,7-7 cm, courtement acuminé au sommet, acumen obtus, long de 0,5-1 cm, cunéiforme à la base et décurrent sur un pétiole très court (0-3 mm) ; nervure médiane plane ou un peu imprimée sur la face supérieure, proéminente et brune sur la face inférieure ; nervures secondaires fines, non proéminentes, peu ascendantes, anastomosées en arceaux à 4-5 mm des marges ; une nervure intramarginale plus fine plus près des marges ; marges entières, non révolutées. Inflorescences axillaires, uniflores. Fleurs non vues. Pédicelle du fruit jeune grêle, long de 1,5-2,5 cm. Bractéoles linéaires, longues d'environ 3 mm, insérées au sommet du pédicelle. Réceptacle obpyramidal, haut d'environ 5 mm, à 4 côtes sub-ailées. Sépales 4, chartacés, brun clair sur le sec, lancéolés, sub-aigus au sommet, à plus grande largeur au 1/3 inférieur, 2-2,3 × 0,7-1 cm, étalés ; nervure médiane un peu saillante dessus. Disque plat, sub-carré, d'environ 4 mm de côté. Style long de 1 cm, à 2 branches profondément bifides, longues de 2,5-3 mm. Ovaire à 4 loges ; loges 5-6-ovulées. Fruit vu seulement très jeune, à ovaire non développé.

Espèce endémique, de la forêt orientale de basse altitude, caractérisée par ses grandes feuilles de texture mince, papyracée. C'est peut-être une espèce à feuilles caduques. Mais ceci n'a pas été noté par le récolteur. Sur le fruit mûr les sépales sont vraisemblablement plus grands. Elle vient de la même localité que *F. parviflora* qui est un arbre à petites feuilles coriaces, vraisemblablement persistantes. Il est curieux de noter cette différence dans le comportement phénologique de 2 espèces croissant côte à côte dans le même milieu. Ceci peut s'expliquer car le long de la côte N.E. il y a une pénétration d'espèces d'origine occidentale et *F. capuronii* est peut-être l'une d'elles. Cette espèce n'est connue que par son type.

Foetidia rubescens Bosser, *sp. nov.* — Fig. 3, *7, 8*.

Arbor mediocris, glabra. Folia chartacea, sessilia, obovata, 5-12,5 × 2-5 cm, costa media excentrica, apice rotundata vel obtusa, basin versus cuneata. Inflorescentiae axillares, uniflorae. Flores haud visi. Pedicelli (in statu fructifero) 0,8-1,5 cm longi ; sepala 4 (-5), coriacea, lanceolata, acuta, patentia, 1-1,8 × 0,4-0,7 cm ; bracteolae duae, anguste triangulares vel lineares, ± 2 mm longae, ad basin receptaculi insertae ; receptaculum obconicum, ± 4 mm longum ; discus subquadratus, 4 mm latus.



Fig. 3. — **Foetidia capuronii : 1,** rameau feuillé × 2/3 ; **2,** jeune fruit vu du dessus × 1 ; **3,** style × 3. — **Foetidia pterocarpa : 4,** fruit, profil × 5/4 ; **5,** fruit, vu du dessus × 5/4 ; **6,** feuille × 1. — **Foetidia rubescens : 7,** rameau feuillé × 2/3 ; **8,** fruit mûr, vu du dessus × 1. (1-3, *Capuron 24634 SF* ; 4-6, *Capuron 24896 SF* ; 7, 8, *Capuron 24740 SF* ; P).

TYPE : *Capuron 24740 SF*, savanes et forêts dégradées à la base de l'Ambohibe, à l'Est de Marivorahona (Ambilobe), Madagascar, 3.5.1966, fr. (holo-, P ; iso-, P, TEF).

Petit arbre glabre. Ramilles grisâtres. Feuilles sessiles, à limbe chartacé, devenant rougeâtre en séchant, obovale, 5-12,5 × 2-5 cm, dissymétrique, à plus grande largeur au-dessus du milieu, arrondi ou faiblement acuminé au sommet, longuement atténué-cunéiforme à la base ; nervure médiane faiblement imprimée sur la face supérieure, proéminente sur la face inférieure ; nervures secondaires fines, non saillantes, peu ascendantes, anastomosées en arceaux à (1-) 2-5 mm des marges ; marges entières, non ou faiblement révolutées. Inflorescences axillaires, uniflores. Fleurs inconnues. Pédicelle du fruit long de 0,8-1,5 cm, aplati. Bractéoles 2, étroitement triangulaires à linéaires, longues de ± 2 mm, insérées sur le bas du réceptacle. Réceptacle obconique, haut de ± 4 mm, non côtelé. Sépales 4 (-5), devenant brun rouge en séchant, coriaces, rigides, lancéolés, 1-1,8 × 0,4-0,7 cm, aigus au sommet, peu rétrécis à la base, étalés ; nervures médiane et secondaires saillantes sur les 2 faces. Disque plat, subcarré, de 4 mm de côté ; base du style persistante. Fruit à 1 graine sphérique, de 4 mm de diamètre.

Espèce endémique de la forêt sèche tropophile du N.O. de Madagascar. Elle est proche par son aspect de *F. capuronii* mais se distingue par le fruit à sépales plus petits et plus étroits, à réceptacle non côtelé, par les feuilles plus petites et de forme différente, non acuminées au sommet, sessiles. Elle n'est connue que par une récolte des environs de Marivoharona. Les fruits sur cette récolte sont mûrs et contiennent une seule graine.

Foetidia vohemarensis Bosser, *sp. nov.* — Fig. 4.

Frutex vel arbor 8-15 m alta. Folia papyracea vel chartacea, obovata, 1,5-4 × 1-2,5 cm, apice rotundata vel emarginata, basin versus cuneata, subsymmetrica vel costa media paulo excentrica ; petioli (0-)2-4 mm longi. Inflorescentiae axillares, uniflorae. Flores graciliter pedicellati, pedicellis 2-2,5 cm longis. Sepala 4 (-5), oblonga, 1,5-1,8 × 0,6-0,8 cm, patentia ; bracteolae duae, anguste triangulares, 1-1,5 mm longae, ad basin receptaculi insertae ; receptaculum obpyramidale, tetragonum ; discus denticulatus. Stamina circa 70, 5-13 mm longa ; antherae subglobosae, ± 1 mm longae. Ovarium 4-loculare, loculis 5-ovulatis ; stylus 1 cm longus, ramis 2, 1 mm longis, bifidis.

TYPE : *sans collect. 15669 SF*, Analafiana-Vohémar, Madagascar, 14.12.1955, fl. (holo-, P).

Arbuste ou arbre atteignant 8-15 m de hauteur. Rameaux grêles, glabres, grisâtres. Feuilles glabres, à limbe papyracé à chartacé, un peu dissymétrique, obovale, 1,5-5,5 × 1-3,5 cm, arrondi ou faiblement émarginé au sommet, cunéiforme à la base et décurrent sur un pétiole court (2-4 mm) à subnul ; nervure médiane plane sur la face supérieure, faiblement proéminente sur la face inférieure ; nervures latérales anastomosées en arceaux à 2-3 mm des marges ; nervilles fines, réticulées ; marges entières, non ou peu révolutées sur le sec. Pédicelles glabres, grêles, longs de 2-2,5 cm. Bractéoles 2, étroitement triangulaires, longues de 1-1,5 mm, situées à la base du réceptacle. Réceptacle obpyramidal, 4-côtelé, haut de ± 5 mm. Sépales 4 (-5), oblongs, 1,5-1,8 × 0,6-0,8 mm, à plus grande largeur au milieu, arrondis au sommet, un peu rétrécis à la base en un onglet large de 2,5-3 mm, étalés ; nervation non en relief ; nervures latérales ± parallèles à la médiane ; nervilles réticulées. Disque en collerette à marge

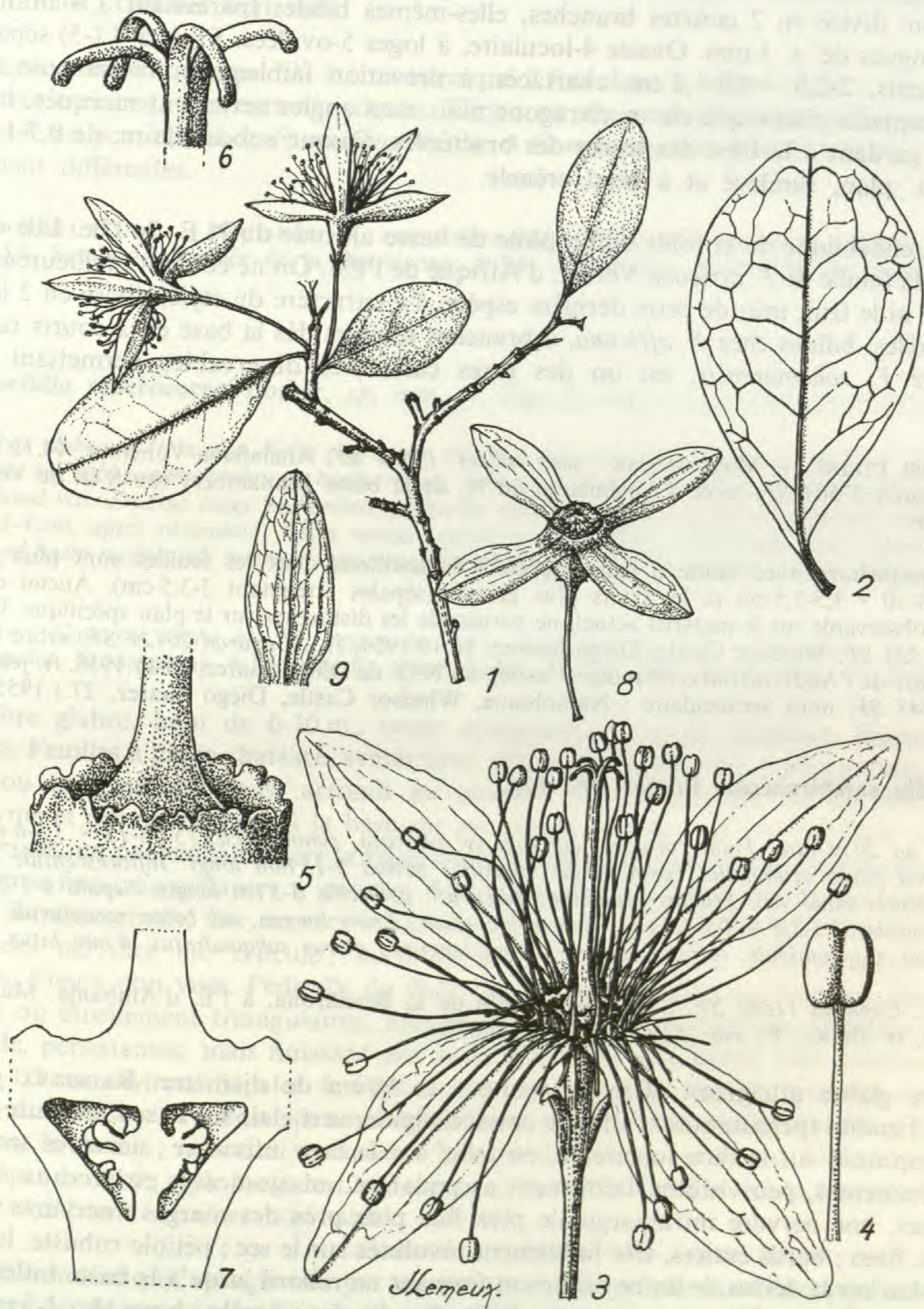


Fig. 4. — **Foetidia vohemarensis : 1,** rameau fleuri × 2/3 ; **2,** feuille × 1 ; **3,** fleur × 3 ; **4,** étamine × 10 ; **5,** disque et base du style × 10 ; **6,** stigmate × 10 ; **7,** coupe longitudinale de l'ovaire × 10 ; **8,** fruit × 2/3 ; **9,** sépale du fruit × 1. (1-7, *sans collect. 15669 SF* ; 8, 9, *Capuron 27504 SF* ; P).

denticulée, entourant la base du style. Etamines environ 70 ; filets grêles, longs de 5-13 mm ; anthères subglobuleuses, longues de ± 1 mm, basifixes, à déhiscence latérale. Style long de 1 cm environ, divisé en 2 courtes branches, elles-mêmes bifides (paraissant à 4 branches) ; branches longues de ± 1 mm. Ovaire 4-loculaire, à loges 5-ovulées. Fruit à 4 (-5) sépales un peu accrescents, 2-2,5 × 0,9-1,2 cm, chartacés, à nervation faiblement proéminente sur les 2 faces ; réceptacle obconique ou ± tétragone mais sans angles nettement marqués, haut de 0,6-0,8 cm, gardant à la base des traces des bractéoles. Disque subcirculaire, de 0,7-1 cm de diamètre, ± plan, surélevé et à bord crénelé.

Espèce endémique de la forêt ombrophile de basse altitude du N.E. de l'île. Elle est très proche par la feuille de *F. africana* Verdc., d'Afrique de l'Est. On ne connaît malheureusement pas la fleur ni le fruit mûr de cette dernière espèce. Le caractère du style, divisé en 2 longues branches grêles, bifides chez *F. africana*, à branches divisées dès la base en 2 courts rameaux trapus chez *F. vohemarensis*, est un des rares caractères observables permettant de les distinguer.

MATÉRIEL ÉTUDIÉ. — MADAGASCAR : *sans collect. 15669 SF*, Analafiana-Vohémar, 14.12.1955, fl. (type) ; *Capuron 27504 SF*, forêt d'Analafiana, au N. de la basse Manambery (au S.O. de Vohémar), 11.3.1967, fr.

Nous rattachons avec doute à cette espèce 3 échantillons dont les feuilles sont plus grandes, atteignant 8-10 × 3,5-5,5 cm et les fruits plus grands (sépales atteignant 3-3,5 cm). Aucun caractère important, observable sur le matériel actuel, ne permet de les distinguer sur le plan spécifique. Ce sont : *Capuron 11320 SF*, Windsor Castle, Diégo Suarez, 16.10.1954, fr. ; *Capuron 20129 SF*, arbre de 10 m, massif calcaire de l'Andramaimbo (Windsor Castle), au N.O. de Diégo Suarez, 20.11.1958, fr. jeune ; *sans collect. 12745 SF*, nom vernaculaire : Namoloana, Windsor Castle, Diégo Suarez, 27.1.1955, fr.

Foetidia sambiranensis Bosser, *sp. nov.*

Arbor ad 20 m alta. Folia coriacea, elliptica vel obovata, symmetrica, (5-)6-13 × 3,5-6 cm, apice rotundata vel paulo acuminata, basin versus cuneata ; petioli 5-15 mm longi. Inflorescentiae axillares, uniflorae. Flores haud visi. Fructus graciliter pedicellati, pedicellis 3-5 cm longis. Sepala 4 (-5), ovata, obtusa, patentia, 2,5-3,5 × 1,2-1,5 cm ; bracteolae duae, 2 mm longae, ad basin receptaculi insertae ; receptaculum obpyramidale, tetragonum, 10-12 mm longum ; discus subquadratus, 4 mm latus.

TYPE : *Capuron 11390 SF*, Sambirano, vallée de la Beandrona, à l'E. d'Ambanja, Madagascar, 29.10.1954, fr. (holo-, P ; iso-, G, K, MO, P, TEF).

Arbre glabre atteignant 20 m de hauteur et 50 cm de diamètre. Rameaux grisâtres, robustes. Feuilles (persistantes ?) à limbe coriace, rigide, vert clair sur le sec ; nervure médiane un peu imprimée sur la face supérieure, en relief sur la face inférieure ; nervures secondaires non proéminentes, peu visibles, faiblement ascendantes, anastomosées en arceaux à 3-5 mm des marges, une nervure intramarginale plus fine plus près des marges ; nervures tertiaires réticulées, fines ; bords entiers, très faiblement révolutés sur le sec ; pétiole robuste, long de 5-15 mm, plan sur le dessus, le limbe décurrent formant un rebord jusqu'à la base. Inflorescences axillaires, uniflores. Fleurs non vues. Pédicelle du fruit grêle, long de 3-5 cm. Fruit obpyramidal, ± tétragone, à faces lisses, haut et large de 10-12 mm. Bractéoles insérées à la base du réceptacle. Sépales 4 (-5), ovales, étalés, à plus grande largeur au 1/3 inférieur, rétrécis

vers le sommet obtus et vers la base épaissie, large de 0,6-7 mm ; nervure médiane nettement carénée sur la face supérieure ; nervures secondaires peu proéminentes. Disque quadrangulaire, peu en relief. Graines non vues.

Espèce endémique, qui n'a été récoltée que 2 fois dans la même station. Les feuilles vert clair, très coriaces, sont caractéristiques. Elles sont vraisemblablement persistantes. Le fruit ressemble un peu à celui de *F. africana* Verdc. et *F. vohemarensis* Bosser, mais les feuilles sont nettement différentes.

MATÉRIEL ÉTUDIÉ. — MADAGASCAR : *sans collect. 4142 SF*, Beandro-Ambanja, 4.8.1951, fr. ; *Capuron 11390 SF*, Sambirano, vallée de la Beandrona, à l'E. d'Ambanja, 29.10.1954, fr. (type).

Foetidia macrocarpa Bosser, *sp. nov.* — Fig. 5, *1-3*.

Arbor glabra, 6-10 m alta. Folia chartacea, elliptica vel obovata, symmetrica, 10-20 × 4,5-8 cm, apice rotundata vel subacuminato-obtusa, basin versus cuneata, subsessilia. Inflorescentiae axillares, uniflorae. Flores haud visi. Fructus longe pedicellati, pedicellis 4-6,5 cm longis ; sepala 4, patentia, late ovata, 3,5-5,5 × 2,5-4 cm, apice rotundata, basin versus constricta, rotundata ; bracteolae duae, lineares, 0,5-1 cm longae, ad basin receptaculi insertae ; receptaculum obconicum, 1,5 cm longum ; discus subquadratus, 1 cm latus.

TYPE : *Capuron 18883 bis SF*, restes de forêts dégradées au N.E. d'Antsohihy sur la route de Maromandia, Madagascar, 6.11.1958, fr. jeune (holo-, P ; iso-, BR, G, K, MO, P, TEF, WAG).

Arbre glabre, haut de 6-10 m ; tronc atteignant 30 cm de diamètre. Rameaux épais, grisâtres. Feuilles à limbe chartacé, symétrique, elliptique ou obovale, à plus grande largeur au milieu ou un peu au-dessus, arrondi au sommet ou sub-acuminé et un peu émarginé, cunéiforme et décurrent jusqu'à la base sur un pétiole subnul ; nervure médiane large, plane sur le dessus, un peu saillante vers la base, fortement en relief sur la face supérieure ; nervures secondaires fines, ascendantes à environ 45°, anastomosées assez loin de la marge en une nervure intramarginale, une nervure intramarginale plus fine présente plus près de la marge ; réseau des nervilles fin, reticulé ; bords entiers, non révolutés. Inflorescences axillaires, uniflores. Fleurs non vues. Pédicelle du fruit robuste, aplati, long de 4-6,5 cm. Bractéoles 2, linéaires ou étroitement triangulaires, longues de 0,5-1 cm, insérées sur la partie basale du réceptacle, persistantes, mais finissant par se casser. Fruit obconique, non nettement côtelé, haut de 1,5 cm environ. Sépales 4, étalés, coriaces, largement ovales, arrondis au sommet, arrondis à la base et rétrécis sur un onglet court et robuste ; nervure médiane faiblement côtelée sur le dessus ; nervures secondaires peu proéminentes sur le sec. Disque quadrangulaire, un peu bombé ; style long de 12-13 mm, à 2 branches divisées dès la base en 2 rameaux longs de 1,5-2 mm. Graines non vues.

Espèce endémique, caractérisée par ses grands fruits qui par la taille rappellent les fruits des espèces des Mascareignes *F. mauritiana* et *F. rodriguesiana* ; mais morphologiquement ils sont très différents. Espèce de la forêt sèche tropophile du N.O., dont il ne reste plus que des lambeaux. Les 3 récoltes connues viennent de la région d'Antsohihy.

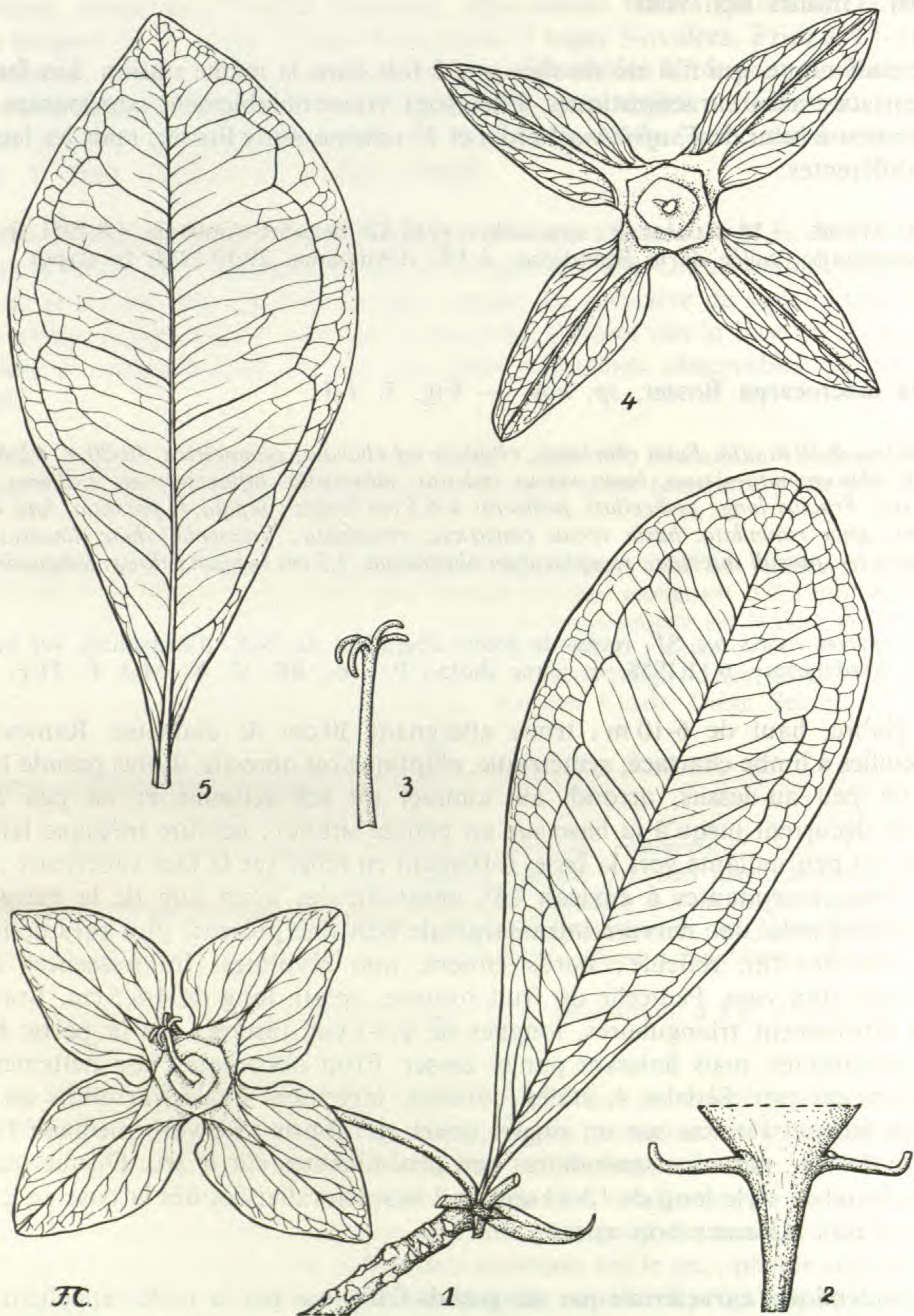


Fig. 5. — **Foetidia macrocarpa : 1,** rameau avec fruit × 2/3 ; **2,** base du réceptacle et bractéoles × 3/2 ; **3,** détail du style × 5/3. — **Foetidia macrocarpa** var. **ambilobensis : 4,** fruit × 2/3 ; **5,** feuille × 2/3. (1-3, *Capuron 18883 bis SF* ; 4, 5, *sans collect. 19548 SF* ; P).

MATÉRIEL ÉTUDIÉ. — MADAGASCAR : *Capuron 18705 SF*, partie N. de la forêt de Bora, près du village d'Ambodimanga (route Antsohihy-Bealanana), 23.7.1958, fr. ; *Capuron 18883 bis SF*, restes de forêts dégradées au N.E. d'Antsohihy, sur la route de Maromandia, 6.11.1958, fr. (type) ; *Capuron 24069 SF*, environs d'Antsohihy, route de Befandriana, 16.3.1965, fr.

Foetidia macrocarpa var. **ambilobensis** Bosser, *var. nov.* — Fig. 5, *4-5*.

A var. macrocarpa *differt sepaliis lanceolatis, acutis vel subacutis, basin versus haud rotundatis, 4-5 × 2-2,7 cm.*

TYPE : *sans collect. 19548 SF*, Ankaramy, canton de Betsiaka, district d'Ambilobe, bord de la route de Vohémar, Madagascar, 23.5.1958 (holo-, P ; iso-, G, K, MO, P, TEF).

Petit arbre glabre, haut de 5 m environ. Rameaux épais, grisâtres. Feuilles chartacées ; limbe obovale, à plus grande largeur au-dessus du milieu, 10-17 × 5-8 cm, sessile, arrondi ou obtus au sommet, cunéiforme et longuement rétréci sur la base ; nervation semblable à celle de la variété typique. Inflorescences axillaires, uniflores. Fleur inconnue. Fruit obpyramidal, à 4 angles peu marqués, haut de 2 cm, large au sommet de 1,5 cm. Disque quadrangulaire, de 0,8-1 cm de côté. Sépales 4, étalés, étroitement ovales, 4-5 × 2-2,7 cm, aigus ou sub-aigus au sommet, rétrécis et non arrondis à la base ; nervure médiane saillante dessus ; nervures secondaires nettement en relief. Pédoncule du fruit robuste, aplati, long de 4-5 cm, fortement courbé au sommet. Bractéoles 2, linéaires, longues de 3-5 mm, insérées à la base du réceptacle.

Variété endémique, connue seulement par une récolte venant des environs de Betsiaka sur la route Ambilobe-Vohémar. C'est une plante de la forêt sèche de caractère occidental de cette partie N. de l'île. Elle se rattache à *F. macrocarpa* par les caractères de la feuille et la taille des fruits. Ces derniers sont cependant nettement différents par la forme des sépales. Peut-être faudra-t-il en faire une espèce distincte quand d'autres éléments et en particulier la fleur, seront connus.

REMERCIEMENTS : L'auteur remercie le Dr. H. HEINE (Laboratoire de Phanérogamie, Muséum, Paris) qui a traduit certaines diagnoses latines et Madame Michèle LESCOT, du même Laboratoire, qui a étudié la nervation des feuilles de certaines espèces.

BIBLIOGRAPHIE

BAKER, J. G., 1877. — *Flora of Mauritius and the Seychelles.* Myrtaceae : 120.

CORDEMOY, E. J., 1895. — *Flore de l'île de La Réunion.* Myrtacées : 433.

FRIEDMANN, F., 1981. — Sterculiacées et Lécythidacée nouvelles aux Mascareignes. *Adansonia*, sér. 2, 20 : 448.

PERRIER DE LA BÂTHIE, H., 1954. — Lécythidacées. *In* H. HUMBERT, *Flore de Madagascar et des Comores*, 149ᵉ fam., 10 p., 2 fig.

VERDCOURT, B., 1985. — A new species of Foetidia (Lecythidaceae) from Africa. *Kew Bull.* 40 (3) : 635-636.

MATÉRIEL ÉTUDIÉ. — MADAGASCAR : [illegible], rive N. de la forêt de [illegible], près du village d'Ambohimanga (route [illegible]), 23.7.1958 [illegible] ; [illegible] ; [illegible] d'Ambohimanga [illegible], 5.11.1958 [illegible] ; CAPURON [illegible] SF, environs d'Ambohimanga, route de [illegible] [illegible].

[illegible] var. ambohimangensis Bosser, var. nov. — Pl. 1, 1-3.

[illegible]

TYPE : [illegible], forêt de [illegible], près d'Ambohimanga, bord de la route de [illegible] (holo-, P ; iso-, [illegible]).

Petit arbre [illegible]. Rameaux [illegible]. Feuilles [illegible], limbe obovale [illegible] au sommet [illegible] la variété typique. [illegible] Sépales [illegible] sommet [illegible] courbé au sommet [illegible].

Variété [illegible], connue seulement par [illegible] de la route Ambohimanga [illegible]. C'est une plante de [illegible] partie N. de l'île [illegible]. Ces derniers sont cependant nettement différents par la forme des [illegible]. Peut-être faudra-t-il en faire une espèce distincte quand d'autres [illegible].

REMERCIEMENTS. [illegible]

BIBLIOGRAPHIE

BAKER, J. G., [illegible]. — [illegible] *Flora of Mauritius and the Seychelles* [illegible].

[illegible], 1951. — [illegible] *Flora of Madagascar* [illegible].

[illegible] DE LA BÂTHIE, H., 1938. — [illegible], *Flore de Madagascar et des Comores*, [illegible] fam. : 18, pl. 2 fig.

[illegible], B., 1985. — A new species of [illegible] [illegible].

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **10**, 1988,
section B, *Adansonia*, n° 2 : 121-125

Sertum polynesicum III.
Un *Bidens (Asteraceae)* nouveau de l'île de Nukuhiva (Marquises, Polynésie Française)

J. FLORENCE & T. F. STUESSY

Résumé : *Bidens teikiteetinii* est décrit de la forêt hygrophile d'altitude de Nukuhiva (Marquises, Polynésie Française). Il apparaît avoir d'étroites affinités avec les espèces de Rapa (archipel des Australes), à 1500 km au sud.

Summary : *Bidens teikiteetinii* is described as new from the cloud-forest of Nukuhiva (Marquesas, French Polynesia). It appears most closely related to species of the genus from Rapa, Tubuai Islands, 1500 km south.

Jacques Florence, Centre ORSTOM de Tahiti, BP 529, Papeete, Tahiti.
Tod F. Stuessy, Department of Botany, The Ohio State University, 1735 Neil Avenue, Columbus, Ohio 43210, USA.

Des missions successives réalisées sur l'île de Nukuhiva (groupe nord des Marquises) dans la cadre du programme « Flore de la Polynésie Française » mené par l'un de nous (J. F.) au centre ORSTOM de Tahiti, lui ont valu de nombreuses et intéressantes récoltes. Parmi celles-ci, figurait une Asteracée appartenant au genre *Bidens* L., exceptionnelle par son port arborescent. En effet, les autres espèces connues jusqu'ici de cette région ne comportaient que des arbustes ou des arbrisseaux. A partir d'un premier examen *in situ*, ce taxon remarquable se distinguait par des caractères morphologiques particuliers : abondante pilosité pluricellulaire, feuilles entières, capitules monoïques, blancs et non jaunes. Ces caractères attribuaient alors immédiatement à cette plante une place unique parmi les autres espèces décrites de Nukuhiva et des autres îles de l'archipel (SCHULTZ-BIPONTINUS, 1856 ; SHERFF, 1923 ; SHERFF & DEGENER, 1934 ; BROWN, 1935). Les études et les comparaisons de matériel d'herbier nous permettent maintenant de considérer cette espèce comme nouvelle et d'en préciser les affinités.

Bidens teikiteetinii Florence & Stuessy, *sp. nov.*

A nukuhivensibus speciebus capituli magnitudine, albis floribus, in capitulo sexuum distributione, i.e. radii femineis discique 4-partitis masculis floribus, late ovatis alatisque achaeniis, aristatis ad instar B. cordifoliae Schultz-Bip., *integris foliis, insigne indumento, a* B. hivaoana Degener & Sherff, *capituli florumque magnitudine, integrorum foliorum magnitudine formaque, indumenti praesentia, praecipue differt.*

TYPE : *Florence 6911*, Marquises, Nukuhiva, route Toovii-Terre Déserte, 6 km après le col, 1050 m, (fl., fr.), 5.6.1984 (holo-, P! ; iso-, BISH!, K!, NY!, OS!, P!, PAP! [1], US!).

1. Acronyme attribué à l'Herbier du Centre ORSTOM de Tahiti (*Taxon* 36 (2) : 551, 1987).

Arbre atteignant 8-12 m de hauteur et 35 cm de diamètre, écorce grisâtre, bois crème mi-dur. Branches orthotropes et sympodiales, à extrémités hirsutes ; jeunes rameaux ronds et munis d'une pubescence villeuse brun roux à noirâtre *in vivo*, roussâtre *in sicco*, formée de poils raides, couchés à dressés, atteignant 4-6 mm, plus grands aux entre-nœuds, épaissis à la base, à cellules multisériées, sauf à l'apex et laissant généralement une cicatrice faiblement tuberculée. Feuilles opposées-décussées. Limbe elliptique, plus rarement ovato-elliptique ou oblong, long de 4,5-13 cm et large de 2,5-7,5 cm, L/l = 1,75, portant initialement sur la face inférieure un indument dense formé de poils laineux mous, à cellules unisériées (rarement multisériées à la base) ne dépassant pas 1,5-2 mm, puis devenant éparsement pubescent (principalement le long de la médiane) à glabre ; base aiguë ou brièvement atténuée, rarement subtronquée, pétiole long de 1,8-5,5 cm, muni à la base d'une pubescence longue et raide devenant progressivement molle et grêle vers le limbe, gaine pseudostipulaire portant extérieurement la même pubescence que les nœuds et intérieurement la même que le limbe ; marge entière ; sommet aigu à obtus ; médiane faiblement canaliculée dessus ou rase comme les 8-14 paires de secondaires occasionnellement bifurquées à la base, faiblement en relief dessous, tertiaires réticulées et distinctes dessous.

Inflorescences terminales, dressées, pédonculées, le plus souvent par trois, la centrale généralement un peu plus courte et s'épanouissant en premier, plus rarement par deux, ou solitaires et alors souvent accompagnées d'un ou deux relais végétatifs ; pédoncule atteignant 1,7-8,7 cm, épaissi au sommet, à pubescence mixte, raide à la base, grêle au sommet. Capitule hétérogame, protogyne, fonctionnellement monoïque, globuleux à cupuliforme, atteignant 2 cm de diamètre et 2,5 cm de hauteur, portant quelquefois à la base une paire de bractées faiblement foliacées ; réceptacle plan ou un peu convexe ; phyllaria opposées-décussées, coriaces, libres ou faiblement soudées à la base, glabres, les externes plus épaisses et triangulaires, rarement spatulées, 8 × 12 mm, les internes plus courtes et plus larges et axillant généralement une fleur femelle imparfaite. Fleurs ligulées, 20-30, sur 2-4 rangs, glabres, atteignant 15-18 mm, palea glabres, oblongues, 8 × 3 mm, base tronquée et sommet aigu, les internes plus étroites et plus hautes ; corolle blanche *in vivo*, tube cylindrique, atteignant 6 mm, ligule plane, à nervures marquées, 3-4 mm, à sommet faiblement 3-lobé ; style glabre, 5-7 mm, exsert sur 1,5 mm, extrémité stigmatique bifide et récurvée, branches longues de 1-1,3 mm, faiblement papilleuses sur les deux faces ; disque nectarifère glabre, cylindrique, atteignant 0,5 mm de hauteur, ovaire elliptique, 10 × 3 mm, fortement comprimé radialement, distinctement ailé, carène ventrale peu marquée, 1-4 arêtes longues de 1-1,2 mm. Fleurs tubulées, 50-60, hermaphrodites, mais fonctionnellement mâles, glabres, dépassant 20 mm, palea glabres, linéaires, 10 × 1 mm, légèrement bosselées à 1,5 mm sous l'apex aigu ; corolle blanche *in vivo*, tube cylindrique, atteignant 8 mm, gorge faiblement campanulée, 4 lobes oblongs, 2,5-3,5 mm, récurvés, à apex triangulaire ; 4 étamines à filament linéaire atteignant 1,5 mm, inséré à environ 1,5 mm sous la gorge, anthère noire, linéaire, environ 3 mm, à appendice apical triangulaire de 0,2 × 0,15 mm et base faiblement sagittée ; style exsert, dépassant 1 cm, glabre, extrémité stigmatique linéaire ou faiblement claviforme, longue de 2-3 mm, apex discrètement pubescent, ovaire stérile, linéaire, atteignant 12 × 1 mm, biaristé.

Infrutescences pendantes, à pédoncule glabre, lignifié, de même que l'involucre, palea sclérifiées. Akènes des fleurs ligulées fertiles, lignifiés, elliptiques, comprimés radialement, atteignant 6 × 3 mm, souvent surmontés par la base de la corolle, munis irrégulièrement d'une carène ventrale, ailes distinctes, mais fragiles, atteignant 0,75 mm de largeur, 1-4 arêtes,



Fig. 1. — **Bidens teikiteetinii** Florence & Stuessy : **1,** rameau florifère × 2/3 ; **2,** palea × 4,5 ; **3, 4,** phyllaria × 2 ; **5,** fleur tubuleuse × 2,5 ; **6,** fleur ligulée × 2,5 ; **7,** bouton de fleur ligulée externe × 2 ; **8,** akène stérile × 2,5 ; **9,** akène fertile × 4,5 ; **10,** détail de la pilosité d'un jeune rameau × 11. (*Florence 6911*).

glabres, courtes et trapues, atteignant 1,2 mm, à sommet aigu, les externes issues des structures ailées. Akènes des fleurs tubuleuses stériles, linéaires, jusqu'à 12 mm, portant sporadiquement quelques poils vers le sommet, parfois surmontés par la base de la corolle, 2 arêtes aciculaires, glabres, souvent un peu coudées à la base, atteignant 1,2 mm.

MATÉRIEL ÉTUDIÉ. — MARQUISES, NUKUHIVA : *Florence 4360*, route Toovii-Terre Déserte, 6 km après le col, 1025 m, 9.12.1982 (fl., fr.), BISH, K, NY, OS, P, PAP, US ; *6911* (type ; fl., fr.) ; *Jourdan 75*, environs du sommet du Mt Akaupe, 1200 m, 2.1987 (fl.), PAP.

RÉPARTITION ET ÉCOLOGIE. — Endémique de Nukuhiva, cette espèce paraît rare et se cantonne sur la crête centrale, en quelques points du versant ouest, situé sous le vent. On la rencontre au-dessus de 1000 m, en formation hygrophile mixte à *Weinmannia-Cyathea-Psychotria-Coprosma*, de structure complexe et marquée par une forte composante endémique (FLORENCE, 1985, 1986). Malheureusement, la station où ont été effectuées les premières récoltes, a été totalement détruite par un glissement de terrain provoqué par les grandes pluies de 1984.

AFFINITÉS. — Espèce tout à fait remarquable, absolument unique et isolée au sein des taxons endémiques de Nukuhiva ; elle est néanmoins proche de *B. cordifolia* Schultz-Bip. par sa pilosité. Ce caractère est rare chez les espèces du Pacifique, mais on le rencontre aussi chez *B. beckiana* (F. Brown) Sherff, endémique de Eiao, à 100 km au nord-ouest de Nukuhiva. Cependant, cette nouvelle espèce se distingue clairement par la couleur des fleurs, la taille du capitule, la structure sexuelle à l'intérieur de celui-ci et la morphologie des akènes. Elle possède aussi quelques ressemblances avec *B. hivaoana* Degener & Sherff, endémique de Hiva Oa, dans les Marquises du Sud, à 350 km au SE de Nukuhiva. Elle s'en sépare néanmoins par son port arborescent (il s'agit là de la plus grande Astéracée ligneuse de la Polynésie orientale), sa pubescence exceptionnelle, ses feuilles entières et ses gros capitules.

Les fleurs du disque à corolle 4-lobée et à ovaire stérile, les akènes ailés et aristés et les feuilles entières suggèrent que cette espèce nouvelle est proche du genre *Oparanthus* Sherff, endémique de l'île de Rapa, dans l'archipel des Australes, à 1500 km au sud de Nukuhiva. Ce genre avait été révisé récemment par STUESSY (1977) avec deux espèces et un hybride probable. Mais il vient d'être inclus dans le genre *Bidens*, en raison de l'absence de distinctions morphologiques entre eux (STUESSY, 1988) ; par ailleurs, il existe de nombreux taxons intermédiaires dans le Pacifique. Il est alors possible d'expliquer ces affinités, soit par une disjonction phytogéographique exceptionnelle, avec une seule espèce appartenant à un sous-groupe de *Bidens* (l'ex-genre *Oparanthus*), séparée des deux autres par 1500 km, soit par un exemple tout aussi fascinant d'évolution parallèle chez *Bidens*, où un syndrome de caractères similaires a évolué par deux fois dans le Pacifique, en réponse à des conditions écologiques semblables dans des îles océaniques isolées. Mais il est clair que des études ultérieures sur le genre *Bidens* sont nécessaires pour trancher entre ces deux possibilités.

Il nous est agréable de dédier cette espèce à Frédéric (dit Matio) TEIKITEETINI, appartenant au Service de l'Economie Rurale de Nukuhiva, guide et compagnon de prospections fidèle et infatigable, avec qui l'auteur principal a longuement prospecté cette île et découvert cette espèce remarquable.

BIBLIOGRAPHIE

BROWN, F. B. H., 1935. — Flora of Southeastern Polynesia. III. Dicotyledons. *Bernice P. Bishop Mus. Bull.* 130, 386 p., 70 fig., 9 pl.

FLORENCE, J., 1985. — Sertum polynesicum I. Plakothira Florence (Loasaceae), genre nouveau des Marquises. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4ᵉ sér., 7, 1985, sect. B, *Adansonia*, nº 3 : 239-245.

FLORENCE, J., 1986. — Sertum polynesicum II. Rubiaceae nouvelles des îles Marquises. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4ᵉ sér., 8, 1986, sect. B, *Adansonia*, nº 1 : 3-11.

SCHULTZ-BIPONTINUS, C. H., 1856. — Verzeichnis der Cassiniaceen welche Herr E. Jardin in den Jahren 1853-1855 auf den Inseln des Stillen Oceans gesammelt hat. *Flora* 39 : 353-362.

SHERFF, E. E., 1923. — Studies in the genus Bidens. *Bot. Gaz.* 76 : 1-166.

SHERFF, E. E. & DEGENER, O., 1934. — Some news or otherwise noteworthy members of the families Labiatae and Compositae. *Bot. Gaz.* 96 : 136-153.

STUESSY, T. F., 1977. — Revision of Oparanthus (Compositae, Heliantheae, Coreopsidinae). *Fieldiana, Bot.* 38 (6) : 63-70.

STUESSY, T. F., 1988. — Generic relationships of Oparanthus and Petrobium, especially with reference to Bidens (Compositae, Heliantheae, Coreopsidinae). *Brittonia* 40 (2) : 195-199.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **10**, 1988,
section B, *Adansonia*, n° 2 : 127-136

A revision of the genus *Plagiopetalum* Rehd. *(Melastomataceae)*

C. HANSEN

Summary : In agreement with LAUENER (1972) all material hitherto known in *Plagiopetalum* is referred to *P. esquirolii* (Lév.) Rehd. Three varieties are recognized (var. *esquirolii*, var. *serratum* (Diels) C. Hansen *comb. & stat. nov.*, and var. *quadrangulum* (Rehd.) C. Hansen *comb. nov.*). *Phyllagathis tenuicaulis* C. Chen is transferred to *Plagiopetalum* and recognized as the second species in the genus (*P. tenuicaule* (C. Chen) C. Hansen *comb. nov.*). Parts of flowers and fruits of *P. esquirolii* and the distribution of both species are illustrated.

Résumé : En accord avec LAUENER (1972) tous les matériaux jusqu'ici reconnus dans le genre *Plagiopetalum* sont rapportés à *P. esquirolii* (Lév.) Rehd. Trois variétés sont reconnues (var. *esquirolii*, var. *serratum* (Diels) C. Hansen *comb. & stat. nov.*, et var. *quadrangulum* (Rehd.) C. Hansen *comb. nov.*). *Phyllagathis tenuicaulis* C. Chen, transféré à *Plagiopetalum*, est la seconde espèce du genre (*P. tenuicaule* (C. Chen) C. Hansen *comb. nov.*). Des détails des fleurs et des fruits de *P. esquirolii* et les aires de distribution des deux espèces sont figurés.

Carlo Hansen, The Botanical Museum, Gothersgade 130, DK-1123 Copenhagen K, Denmark.

Phyllagathis tenuicaulis C. Chen (1984) is here referred to *Plagiopetalum (P. tenuicaule)*. If for the present that species is omitted from the discussion, *Plagiopetalum*, as represented by the materiel so far referred to it, must be said to be a genus which can be recognized by its general appearance as readily as can a *Sonerila*, a *Sarcopyramis*, a *Phyllagathis*, etc. Nevertheless the genus has caused much confusion and specimens belonging to it have been named in a number of genera, and the number of species accepted has varied. As regards recent literature the concept expressed in this paper agrees with LAUENER's (1972), who accepts only one species, but disagrees with CHEN's (1984), who accepts two species. As to generic affinities it disagrees with MAXWELL's (1983). Certainly the material varies as regards the occurrence of gland-tipped hairs in the inflorescence ; the size and structure of the inflorescence ; the degree of extension of the sepalous keel (Fig. 1, A, F) ; the presence of the dorsal spur of the stamens ; and the presence of a crown. This variation, however, justifies only the recognition of infra-specific taxa.

Still omitting *P. tenuicaule, Plagiopetalum* may be recognized as a shrub with ribbed to winged branchlets ; with relatively narrow leaves, those in a pair usually unequal ; with an interpetiolar row of hairs which eventually swell ; with a small terminal inflorescence (thyrse or slightly compound dichasium) ; with low triangular keeled sepals (Fig. 1, A) ; with isomorphic usually dorsally spurred unequal stamens (Fig. 1, D, E) ; usually without a crown, but top of ovary rounded (Fig. 1, B, G, H) ; with sessile placentas (Fig. 1, G, I) ; with usually recognizable seeds (Fig. 1, J) ; and with a characteristic old fruit (Fig. 1, H).

Yet specimens belonging to *P. esquirolii* have been described and named in *Sonerila, Barthea, Oxyspora* and *Allomorphia*, and recently the species was transferred to *Anerincleistus* (MAXWELL, 1983). *Bredia hainanensis* was wrongly transferred to *Plagiopetalum* by LI (1944) as the only other species he recognized in the genus. *P. esquirolii* differs from *Sonerila* in its 4-merous flowers and sessile placentas ; from *Barthea* in the absence of ventral staminal appendages ; from *Oxyspora* in its sessile placentas and its unequal leaves ; from *Allomorphia* in its fruits and seeds ; and from *Anerincleistus* in its sessile placentas and non-striate seeds papillae. The affinities to the genus which also in my opinion is the closest relative of *Plagiopetalum* has been indicated only by REHDER (1917) and KRÄNZLIN (1931). That genus is *Fordiophyton* which is much more like it in its general appearance than any other proposed genus and agrees also in details of the shoots : winged stem, interpetiolar row of hairs, and leaves usually unequal in a pair. Besides the differences given by REHDER *Fordiophyton* distinctly differs in having raphides.

If *Phyllagathis tenuicaulis* is now included in the discussion, two firm statements must first be made. Firstly the species belongs to *Plagiopetalum*, secondly it distinctly falls outside the variation of *P. esquirolii*, i.e. it is a species of its own (*P. tenuicaule* ; see notes there for differences).

The two species agree in the ribbed to winged stem ; in the interpetiolar row of hairs ; in the isomorphic stamens ; and in the sessile placentas. These therefore are the characters among those which are known in both species, by which the genus can be recognized.

PLAGIOPETALUM Rehd.

In SARG., Pl. Wils. 3 : 452 (1917). — TYPE SPECIES : *P. quadrangulum* Rehd.

Shrubs or herbaceous perennials. Stem subquadrangular with four ribs or low wings which may suberize, with up to 1 mm long usually sparse soft often curved hairs, sometimes suberizing, gland-tipped or not, at least present at the nodes forming an interpetiolar row, often with bases united, and usually, in addition, with very sparse minute brown glands or more often minute uni-seriate glandular hairs. Leaves opposite, decussate, isomorphic and equal to unequal in a pair ; leaves sessile or petiole to 25 mm long, glabrous or clothed as stem ; blade ovate or very broadly ovate, very rarely elliptic, usually 4-9 × 0.5-3 cm ; base broadly attenuate, acute or rounded, rarely subcordate, apex acuminate or broadly or long acuminate, rarely acute or broadly acute, margin entire or serrulate, with a few 0.5-1 mm hairs ; 3-nerved and usually with an additional pair of faint intramarginal nerves, sometimes glabrous but usually sparsely with minute glandular hairs and soft patent hairs, gland-tipped or not. Inflorescence terminal, usually thyrsoid, usually 1.5-4 cm long, clothed with patent gland-tipped hairs, or such hairs or soft glandless hairs in addition to minute glandular hairs, or only the last-mentioned ; peduncle usually less than 2.5 cm long ; bracts inconspicuous, or lower ones ovate and up to 10 mm long, ciliate, or with some gland-tipped hairs, or with no obvious indumentum ; pedicel to 8 mm long in fruit, clothed as inflorescence branches. Flowers 4-merous. Hypanthium campanulate, quadrangular, usually 4-5 × 1.5-2 mm, with very sparse minute glandular hairs, and sometimes, in addition, patent hairs, gland-tipped or not. Sepals very low and broad, triangular, at most 1 mm long, shortly connate, keeled or

thickened dorsally, clothed as hypanthium. Petals known only in *P. esquirolii*. Stamens 8, more or less isomorphic, equal or unequal ; filaments 2.5-6.8 mm long, glabrous ; anthers narrow, ovate or oblong, 2.3-6.5 mm long, usually slightly curved, sacs basally free or attached, connective inappendiculate, or most often tuberculate or spurred dorsally, pore 1, usually slightly on ventral side of and narrower than apex. Ovary known only in *P. esquirolii*, except for crown. Style 6.5-14 mm long, glabrous, stigma small. Fruits and seeds known only in *P. esquirolii*.

KEY TO THE SPECIES

1. Much-branched shrub to 2 m high with narrow ovate to elliptic leaves, usually unequal in a pair .... *P. esquirolii*
1'. Unbranched herbaceous perennial to ca. 20 cm high with very broad ovate leaves, equal in a pair .... *P. tenuicaule*

1. Plagiopetalum esquirolii (Lév.) Rehd.

J. Arnold Arbor. 15 : 110 (1934).

Sonerila esquirolii LÉV., Bull. Soc. Bot. France 54 : 368 (1907, *non* 1913). Type : *Esquirol 645*, China, Hoa-Ouan-Yao (holo-, E). (= var. *esquirolii*).
— *Anerincleistus esquirolii* (LÉV.) MAXW., Gard. Bull. Singapore 35 : 214 (1983).
Barthea blinii LÉV., Feddes Repert. Spec. Nov. Regni Veg. 11 : 494 (1913). Type : *Esquirol 215*, anfractuosités du pic de Ko-Tchang-Keou (holo-, E). (= var. *esquirolii*).
— *Allomorphia blinii* (LÉV.) GUILLAUMIN, Bull. Soc. Bot. France 60 : 87 (1913).
— *Plagiopetalum blinii* (LÉV.) C. Y. WU, Fl. Yunnanica 2 : 92 (1979), *nom. superfl.*
Oxyspora serrata DIELS, Notes Roy. Bot. Gard. Edinburgh 5 : 252 (1912). Type : *Forrest 960*, Upper Burmah, Irrawadi-Ming Kwang pass, Lat. 25°50′ N (holo-, E). (= var. *serratum*).
— *Plagiopetalum serratum* (DIELS) DIELS, Bot. Jahrb. Syst. 65 : 100 (1932).
Sonerila esquirolii LÉV., Feddes Repert. Spec. Nov. Regni Veg. 11 : 494 (1913, *non* 1907). Type : *Esquirol 644*, China, Kouy-Tchéou (holo-, E ; iso-, P, labelled *Cavalerie 644*). (= var. *esquirolii*).
Plagiopetalum quadrangulum REHD. *in* SARG., Pl. Wils. 3 : 453 (1917). Type : *Wilson 3261*, China, Western Szechuan, Hung-ya Hsien (holo-, A ; iso-, BM, E, K). (= var. *quadrangulum*).
— *Plagiopetalum serratum* (DIELS) DIELS var. *quadrangulum* (REHD.) C. CHEN, Bull. Bot. Research 4 : 34 (1984).
Sonerila henryi KRAENZL., Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zürich 76 : 152 (1931). Type : *Henry 9077c*, China, Yunnan, Mengtse (holo-, A). (= var. *esquirolii*).
— *Plagiopetalum henryi* (KRAENZL.) S. Y. HU, J. Arnold Arbor. 33 : 172 (1952), *nom. superfl.*
Allomorphia flexuosa HAND.-MAZZ., Sinensia 3 : 195 (1933). Type : *Ching 7012*, Kwangsi : Tsin-lung-shan in distr. Lin-yen septentr. (not seen ; synonym according to CHEN, 1984). (= var. *esquirolii* ?).
Plagiopetalum esquirolii (LÉV.) REHD. var. *septemnervium* C. CHEN, Bull. Bot. Research 4 : 33 (1984). Type : *Wang & Liu 83914*, Yunnan, Ma-li-po, Huang-jin-yin (KUN). (= var. *esquirolii*).
Barthea cavaleriei LÉV., Feddes Repert. Spec. Nov. Regni Veg. 8 : 61 (1910), *p.p. quoad Esquirol 215* (one of three syntypes), see *Barthea blinii* LÉV. above and note p. 133.

Much-branched shrub to 2 m high. Stem often sulcate on two opposed sides, with four fine ribs when young, ribs more or less stout and suberized when older, with very sparse minute brown glands, or more often minute uni-seriate bent gland-tipped hairs, and usually with 0.1-1 mm long often curved non-glandular hairs, suberizing and then sometimes prickle-like ; internodes usually 1-4 cm long. Leaves isomorphic, subequal or most often unequal in a

pair ; petiole of smaller leaves 1-5 (-10) mm long, of larger leaves 5-10 (-25) mm long, clothed as stem, hairs up to 3 mm long, mostly along sulcus, rarely suberizing ; blade ovate, or very rarely elliptic, smaller ones 1.5-6 (-11.5) × 0.5-1.2 (-4) cm, larger ones (2.6-) 4-9 (-18) × (0.7-) 1.4-3 (-6) cm ; base broadly acute to rounded, rarely subcordate, apex acuminate or long acuminate, rarely acute, margin entire to serrulate with 0.5-1 mm long soft hairs ; sometimes glabrous, but usually with minute brown glands or uni-seriate gland-tipped hairs and up to 1 mm long soft hairs above and below.

Inflorescence thyrsoid, very variable in size and structure, but flowers usually clustered ultimately, 1.5-4 (-10) cm long, clothed as stem but sparser, or soft hairs absent, or with stout 0.5-1 mm long patent hairs tipped with an elongated gland ; peduncle (0-) 1-2.5 (-5.5) cm long ; bracts leaf-like, ovate, 5-10 mm long, at lower nodes, decreasing in size upwards and those subtending flowers subulate and less than 1 mm long, with gland-tipped hairs or indumentum inconspicuous ; pedicel from 2.5-8 mm long in flower and fruit, clothed as peduncle. Hypanthium 4-5 (-6.5) × 1.5-2 (-3) mm, thin-walled, with very sparse minute brown glands or uni-seriate gland-tipped hairs and a few usually stout short soft hairs or up to 1.5 mm long gland-tipped hairs. Sepals ca. 1 mm high, clothed as hypanthium, keel conspicuous, variously shaped in lateral view, but always pointed somewhere, sometimes long extended and exceeding apex by up to 1.5 mm. Petals elliptic to oblong, usually ca. 8 × 3.5 mm, acuminate, thin, pinkish. Stamens 8, slightly dimorphic, unequal ; filaments of shorter anthers 3.5-5.7 mm long, of longer ones 4.5-6.8 mm long ; anthers ovate, shorter ones straight or bending forward apically, 2.5-4.7 mm long, longer ones slightly S-shaped or at least curving forward apically, 4.2-6.5 mm long, basal 0.2-0.4 mm of anther sacs free, both kinds of anthers inappendiculate ventrally and with a dorsal tubercle or short wide spur, pendant or bending backwards or even upwards, very rarely inappendiculate also dorsally ; pore apical or slightly ventral. Ovary 4-locular, about two thirds the length of hypanthium and adnate to it for about three fourths its length, episepalous anther pockets slightly more and epipetalous anther pockets slightly less than half-way to base, crown of 4 shortly connate denticulate lobes, or usually absent and top of ovary with four rounded humps exceeding base of style, glabrous or with sparse minute uni-seriate hairs or a few 0.5-2 mm long gland-tipped hairs ; placentas sessile, thick, fleshy, at most bulging into locules. Style 9-14 mm long.

Mature fruit urceolate with capsule almost as long as hypanthium, quadrangular at least basally, 4-5.5 × 3.5-4 mm, often with some swelling of the basal part of hypanthium, usually with 8 fine distinct or faint ribs at least above swelling, dehiscence loculicidal ; old fruits spheroidal, subquadrangular with rounded angles, composed of the empty capsule itself exceeding by half its length the swollen persistent basal part of hypanthium, valves thin, not accrescent. Seeds narrowly obovate, with a collapsed extension apically, 0.7-0,9 mm long, slightly tuberculate, raphe extending onto apex usually with strophiole along its whole length, testa light brown, strophiole brown. — Flowers mainly from July to October and fruits from August to October.

Habitat : In light or heavy shade on cliffs or rocks in ravines, by banks of streams and other moist localities in forests ; soil humus on sandstone or granite ; one gathering from Szechuan collected between 750 and 1000 m, all others between 1300 and 3500 m altitude.

Distribution : India, Burma, China, and Vietnam (Fig. 2 ; because of the unreliability of d'Alleizette's labels his collection from Annam has not been plotted).

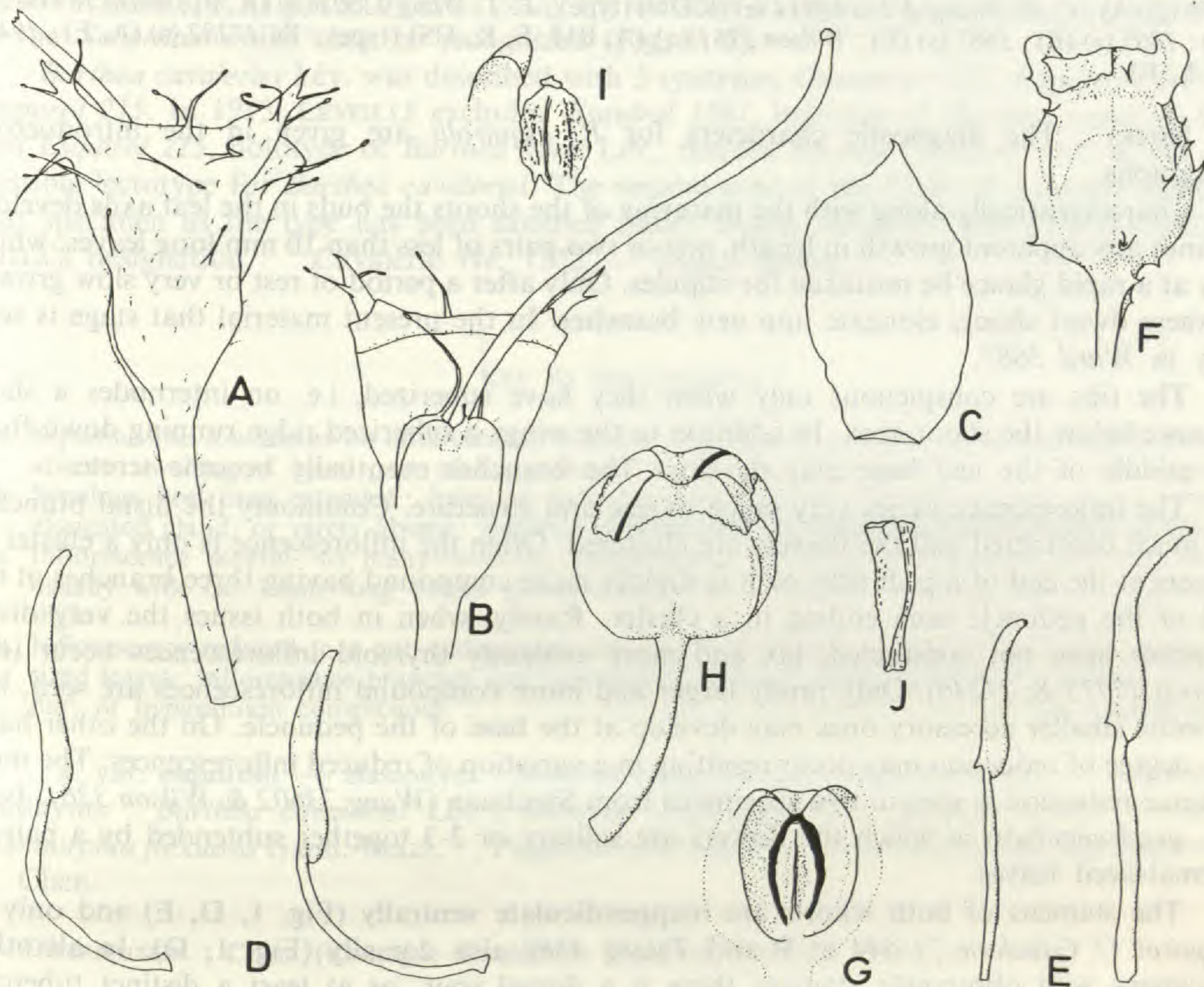


Fig. 1. — **Plagiopetalum esquirolii**, parts of flowers and fruits : **A,** flower (flattened), hypanthium and sepals ; **B,** flower, one half of hypanthium removed ; **C,** petal ; **D,** episepalous and epipetalous stamens seen laterally, both non-spurred ; **E,** epipetalous and episepalous stamens seen laterally, both spurred ; **F,** mature fruit, sinuate dotted line showing border between swelling and not swelling part of hypanthium ; **G,** mature fruit, capsule with one valve and seeds removed, centrally the loosened placental column with concave placentas, hypanthium partly indicated by dotted line ; **H,** old dehisced fruit ; **I,** loosened placental column with bulging placentas, and one remaining valve ; **J,** seed seen laterally. (A-I, ca. × 5 ; J, ca. × 20). A, B, from *Forrest 17773* at K ; C, E, H, I, from *d'Alleizette s.n.* at P ; D, from *Tsiang 4581* at K ; F, G, J, from *Henry 13520* at NY.

SPECIMENS STUDIED. — (e = var. *esquirolii*, q = var. *quadrangulum*, s = var. *serratum*) : *d'Alleizette s.n.*, Annam (locality unreliable) (e) (P) ; *Bor 6222* (s) (K) ; *Cavalerie 644* (mistake for *Esquirol ? 644*) (e) (P) ; *Ching 7012* (not seen) (type) ; *Esquirol 215* (e) (E) (type) ; *644* (e) (E) ; *645* (e) (E) (type) ; *5023* (e) (P) ; *Farrer 1243* (s) (E) ; *Feng 11028* (e) (A) ; *12674* (e) (A) ; *Forrest 960* (s) (E) (type) ; *992* (s) (E) ; *8892* (s) (E, K) ; *9283* (s) (E) ; *12006* (s) (A, BM, E, K) ; *17773* (s) (E, K, P) ; *27246* (s) (BM, E, K, NY, P, W) ; *27562* (s) (A, K, US) ; *Henry 9077* (e) (A, K, NY) ; *9077 A* (e) (BM, K, US) ; *9077 B* (e) (A, K, MO) ; *9077 C* (e) (A, BM) (type) ; *9077 D* (e) (K, NY, US) ; *9721* (e) (A, E, K, MO, NY) ; *11438* (e) (A, E, K, NY) ; *13520* (e) (K, NY) ; *Howell 107* (s) (E) ; *Ko 55696* (e) (A) ; *Lau 28650* (e) (A, E) ; *Naw Mu Pa 17447* (s) (K) ; *Pételot 3092* (e) (P) ; *7135* (e) (P) ; *Rock 6926* (s) (A, NY, US) ; *7000* (s) (A, US) ; *7015* (s) (A, US) ; *7527* (s) (A, US) ; *11514* (s) (A, US) ; *Tsai 51569* (e) (A) ; *56606* (e) (A) ; *62394* (e) (A) ; *62559* (e) (A, P) ; *Tsiang 4581* (e) (K, NY, S) ; *9344* (e) (A, BM, E, US) ; *C. W. Wang 67009* (s) (A) ; *67337* (s) (A) ;

72176 (s) (A) ; *C. W. Wang & Liu 83914* (e) (KUN) (type) ; *F. T. Wang 23602* (q) (A, P) ; *Ward 189* (s) (A, NY) ; *1865* (s) (E) ; *3687* (s) (E) ; *Wilson 3261* (q) (A, BM, E, K, US) (type) ; *Yü 17282* (s) (A, E) ; *19488* (s) (A, E).

NOTES : The diagnostic characters for *P. esquirolii* are given in the introductory paragraphs.

Characteristically along with the maturing of the shoots the buds in the leaf axils develop, without any apparent growth in length, one or two pairs of less than 10 mm long leaves, which may at a rapid glance be mistaken for stipules. Only after a period of rest or very slow growth do these dwarf shoots elongate into new branches. In the present material that stage is seen only in *Ward 3687*.

The ribs are conspicuous only when they have suberized, i.e. on internodes a short distance below the shoot apex. In addition to the wings a suberized ridge running down from the middle of the leaf base may develop. The branches eventually become terete.

The inflorescence varies very much in size and structure. Commonly the distal branches are much contracted and the flowers are clustered. Often the inflorescence is only a cluster of flowers at the end of a peduncle, or it is slightly more compound having three branches at the end of the peduncle each ending in a cluster. Rarely, when in both issues the very distal branches have not contracted, lax and more evidently thyrsoid inflorescences occur (e.g. *Forrest 17773* & *27246*). Only rarely larger and more compound inflorescences are seen, but opposite smaller accessory ones may develop at the base of the peduncle. On the other hand any degree of reduction may occur resulting in a variation of reduced inflorescences. The most extreme reduction is seen in two specimens from Szechuan (*Wang 23602* & *Wilson 3261*, both var. *quadrangulum*) in which the flowers are solitary or 2-3 together subtended by a pair of normal-sized leaves.

The stamens of both whorls are inappendiculate ventrally (Fig. 1, D, E) and only in *Esquirol (" Cavalerie ") 644* at P and *Tsiang 4581* also dorsally (Fig. 1, D). In all other specimens with observable stamens there is a dorsal spur, or at least a distinct tubercle.

A crown has been observed only in two specimens *Esquirol (" Cavalerie ") 644* (var. *esquirolii*) & *Wilson 3261* (var. *quadrangulum*). The lobes are thin, dentate and not or only slightly connate. It is unknown whether they will become enlarged in fruit, but most likely they will not, because generally the valves tend to thicken only slightly.

The whole hypanthium persists until maturity of the fruit. Generally a more or less distinct swelling of the basal part takes place. The swollen and non-swollen parts meet in a sinuate line of four waves, the troughs being at the angles of the fruit and the crests in between (Fig. 1, F). Only in *Wilson 3261* the two parts meet in a straight line. At or soon after dehiscence the thin part of the hypanthium breaks off, but the swollen part, now with the few hardly spreading valves of the rounded top of ovary exceeding it by up to half their length, may persist for a long time (Fig. 1, H). No further actual dehiscence occurs, only a simple decay.

Apically above the embryo the seed has an expansion which may be inflated when the seed is developing, but has irregularly collapsed in the mature seed. The expansion usually is slightly on the dorsal side of the apex and forms a short blunt beak. The raphal furrow and usually a distinct strand of strophiolar cells in it run along the whole length of the seed including the expansion and often bend slightly over the top of the seed. Although by no

means very unique as stated by HU (1952), the seeds of *P. esquirolii* are among the rather few in the *Sonerilae* which may be recognized (Fig. 1, J).

Barthea cavaleriei Lév. was described with 3 syntypes, *Cavalerie 1552, Esquirol 1581*, and *Esquirol 215*. In 1913, LÉVEILLÉ excluded *Esquirol 1581*, holotype of *Barthea esquirolii* Lév., and *Esquirol 215*, holotype of *Barthea blinii* Lév., thereby leaving *Cavalerie 1552* as the only possible lectotype for *Barthea cavaleriei*. The requirement of the Code of a formal choice of that specimen as the type has been satisfied under *Bredia cavaleriei* (Lév.) Diels (1932) by DIELS's designation : " Cavalerie Nr. 1552 — Typus speciei ".

KEY TO THE VARIETIES

1 a. Sepalous keel low ; hairs on inflorescence branches and hypanthium soft, not gland-tipped, or often absent ; swelling of basal part of hypanthium in old fruit pronounced .... 1 a. var. *esquirolii*
b. Sepalous keel long extended ; hairs on inflorescence branches and hypanthium tipped with an elongated gland, or rarely absent ; swelling of basal part of hypanthium conspicuous or not. 2
2 a. Inflorescence several- to many-flowered, pedunculate ; inflorescence branches and hypanthium usually with ca. 1 mm long patent gland-tipped hairs ; swelling of basal part of hypanthium slight .... 1 b. var. *serratum*
b. Inflorescence reduced to a non-pedunculate cluster of 1-3 flowers, subtented by a pair of normal-sized leaves ; inflorescence branches and hypanthium without gland-tipped hairs ; swelling of basal part of hypanthium conspicuous .... 1 c. var. *quadrangulum*

1 a. var. **esquirolii**. — Basionym : *Sonerila esquirolii* Lév. 1907, *non* 1913. — Taxonomic synonyms : *Barthea cavaleriei* Lév. ; *Sonerila esquirolii* 1913 ; *Sonerila henryi* Kraenzl. ; *Allomorphia flexuosa* Hand.-Mazz. ? ; *Plagiopetalum esquirolii* (Lév.) Rehd. var. *septemnervium* C. Chen.

DISTRIBUTION : China (Kwangsi, Kweichow, Yunnan), Vietnam (Tonkin). — Fig. 2.

1 b. var. **serratum** (Diels) C. Hansen, *comb. & stat. nov.* — Basionym : *Oxyspora serrata* Diels, Notes Roy. Bot. Gard. Edinburg 5 : 252 (1912).

DISTRIBUTION : India (Assam), North Burma, China (Yunnan). — Fig. 2.

1 c. var. **quadrangulum** (Rehd.) C. Hansen, *comb. nov.* — Basionym: *Plagiopetalum quadrangulum* Rehd. *in* Sarg., Pl. Wils. 3 : 453 (1917).

DISTRIBUTION : China (Szechuan). — Fig. 2.

NOTES ON THE VARIETIES : The basionyms and the taxonomic synonyms are repeated under the varieties. The nomenclatoral synonyms and most references to the literature are given only under the species.

The division into three varieties by the characters given in the key is supported also by their distribution in adjacent areas (Fig. 2), but many collecting sites have not been localized and the areas of var. *esquirolii* and var. *serratum* may overlap. In addition to the hairs mentioned in the key there usually are minute hairs of some kind on the inflorescence branches and hypanthium.

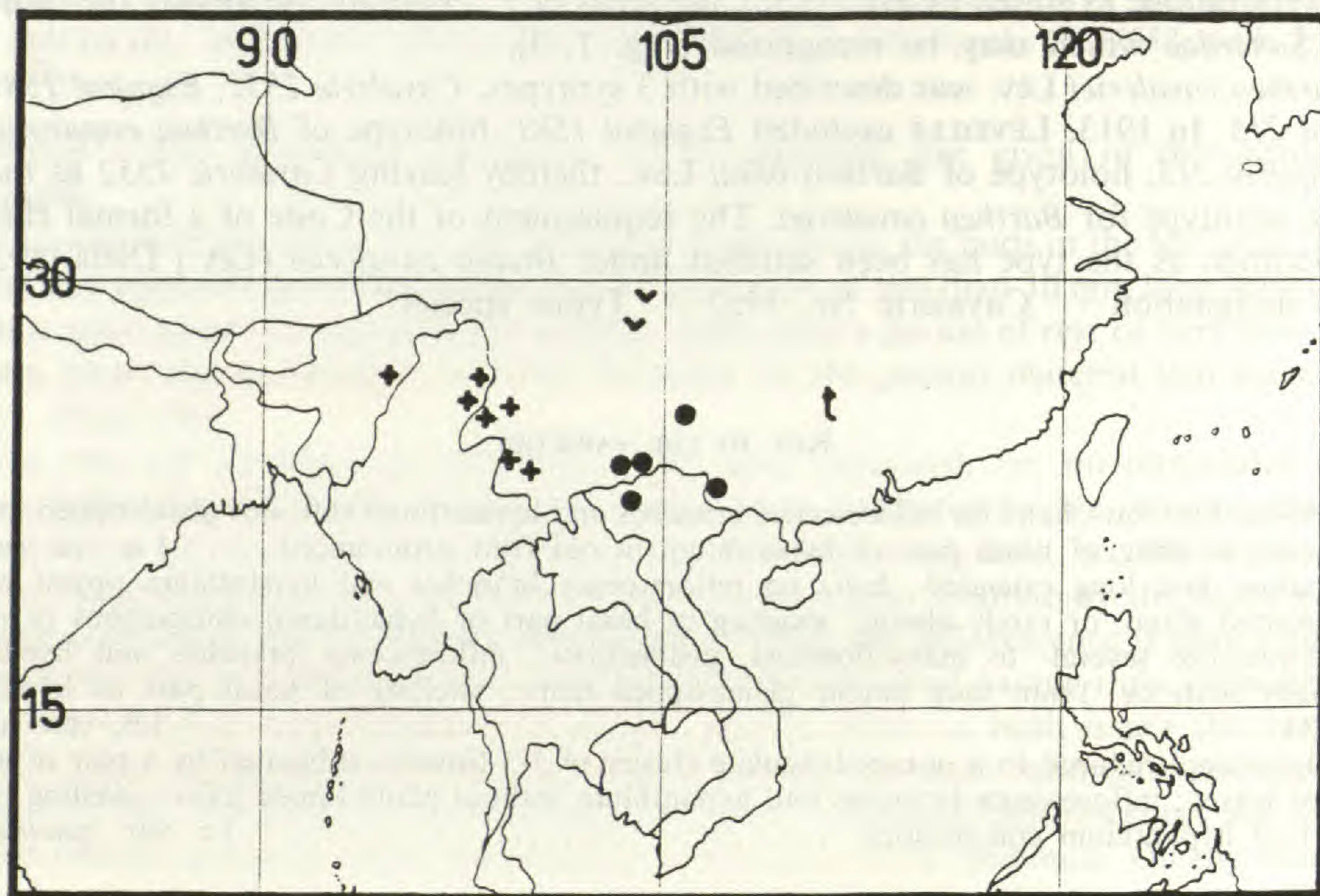


Fig. 2. — **Plagiopetalum esquirolii** and **P. tenuicaule**, total distributions : ● *P. esquirolii* var. *esquirolii* ; + *P. esquirolii* var. *serratum* ; v *P. esquirolii* var. *quadrangulum* ; t *P. tenuicaule*.

2. Plagiopetalum tenuicaule (C. Chen) C. Hansen, *comb. nov.*

Phyllagathis tenuicaulis C. Chen, Bull. Bot. Research 4 : 42 (1984). Type : *Guangxi Medic. Plant. Exp. 231*, Guangxi, Quanzhou (holo-, GXMI).

Herbaceous perennial, 14-22 cm high. Stem unbranched with four low wings, with ca. 1 mm long soft hairs, sparse and tipped with an elongated gland ; internodes mostly 1-1.5 cm long. Leaves equal, sessile or petiole up to ca. 3 mm long, glabrous or with few gland-tipped hairs ; blade very broadly ovate, 1-1.8 × 0.8-1.3 cm ; base very broad, attenuate, rounded or subcordate, apex broadly acute or acuminate, margin finely serrulate, teeth narrow, ending in a ca. 1 mm long hair ; 3-nerved, with soft ca. 1 mm long hairs, above usually glandless, below usually gland-tipped.

Inflorescence a simple or slightly compound dichasium, 2-3 cm long, clothed as stem, peduncle ca. 1 cm long ; bracts ovate, 1.5-4 × 1-2 mm, ciliate with a few long hairs, or, distally, much reduced ; pedicel 1-1.5 mm long in flower, glabrous or with a few gland-tipped hairs. Hypanthium 3 × ca. 2 mm, with a few ca. 0.4 mm long patent soft hairs, tipped with an inconspicuous elongated gland. Sepals ca. 0,7 mm high, with a dorsal conical thickening pointed into a gland-tipped hair. Stamens 8, isomorphic and equal ; filaments flat, ca. 2.5 mm long ; anthers oblong, curving forward, ca. 2.3 mm long (unstraightened) ; sacs fully attached

basally ; connective narrow, distinct, inappendiculate ; pore 1, apical, small. Ovary insufficiently known ; crown distinct, lobes partly connate, slightly incised, teeth ending in a short gland-tipped hair. Style 6.5 mm long. Fruit and seeds unknown. — Buds and flowers in August.

HABITAT (in protologue) : Mountain meadow at ca. 1700 m altitude.

DISTRIBUTION : China (Kwangsi). — Fig. 2. Known only from type collection.

NOTES : *P. tenuicaule* can be recognized by its thin erect unbranched ca. 20 cm long winged stem with very broadly ovate leaves on upper two thirds of the stem at nodes usually 1-1.5 cm apart. Additional characteristics are the patent ca. 1 mm long gland-tipped hairs on stem, lower leaf surface, inflorescence, and hypanthium ; the small simple to slightly compound dichasia ; and the dense scales on basal stem.

Apparently short subterranean stolons with fleshy scales close together develop at the base of the stems. When later they grow into new flowering shoots the growth in length occurs only apically so that dense remains of the scales can be seen basally.

P. tenuicaule differs distinctly from *P. esquirolii* in its habit, in its basal scales, in its gland-tipped hairs on the stem, in the absence of minute uni-seriate gland-tipped hairs, and in its flowers, smaller in all known parts and with equal stamens.

EXCLUDED SPECIES

Plagiopetalum hainanense (Merr. & Chun) Li (basionym : *Bredia hainanensis* Merr. & Chun) is transferred to **Phyllagathis** by C. Chen in Bull. Bot. Research 4 : 42, 1984 (**P. hainanensis** (Merr. & Chun) C. Chen).

ACKNOWLEDGEMENTS : I wish to thank the following herbaria for having placed their material at my disposal : A, BM, E, GXMI, K, M, MO, NY, P, S, UPS, US, W.

REFERENCES

CHEN, C., 1984. — Materia ad flora Melastomataceae sinensium. *Bull. Bot. Research* 4 : 33-68.

CHEN, C., 1984. — Melastomataceae. *In* C. CHEN (ed.), *Flora reipublicae popularis sinicae* 53 (1) : 135-293.

DIELS, L., 1932. — Beiträge zur Kenntnis der Melastomataceen Ostasiens. *Bot. Jahrb. Syst.* 65 : 97-119.

HU, S. Y., 1952. — Notes on the flora of China, II. *J. Arnold Arbor.* 33 : 166-178.

KRÄNZLIN, F., 1931. — Beiträge zur Kenntnis der Melastomataceae. *Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zürich* 76 : 147-159.

LAUENER, L. A., 1972. — Catalogue of the names published by Hector Léveillé: VII. *Notes Roy. Bot. Gard. Edinburgh* 31 : 397-435.

LI, H. L., 1944. — Studies in the Melastomataceae of China. *J. Arnold Arbor.* 25 : 1-42.

MAXWELL, J. F., 1983. — Taxonomic and nomenclatural notes on Oxyspora DC., Anerincleistus Korth., Poikilogyne Baker f., and Allomorphia Bl. (Melastomataceae, tribe Oxysporeae). *Gard. Bull. Singapore* 35 : 209-226.

REHDER, A., 1917. — Melastomataceae. *In* C. S. SARGENT, *Plantae wilsonianae* 3 : 452-453.

INDEX TO NAMES

ALLOMORPHIA Blume
blinii (Lév.) Guillaumin, 129
flexuosa Hand.-Mazz., 129

ANERINCLEISTUS Korth.
esquirolii (Lév.) Maxw., 129

BARTHEA Hook. f.
blinii Lév., 129
cavaleriei Lév., 129

BREDIA Blume
hainanensis Merr. & Chun, 135

OXYSPORA DC.
serrata Diels, 129

PHYLLAGATHIS Blume
hainanensis (Merr. & Chun) C. Chen, 135
tenuicaulis C. Chen, 134

PLAGIOPETALUM Rehd.
blinii (Lév.) C. Y. Wu, 129
esquirolii (Lév.) Rehd., 129
var. *esquirolii*, 133
var. *quadrangulum* (Rehd.) C. Hansen, 133
var. *septemnervium* C. Chen, 129
var. *serratum* (Diels) C. Hansen, 133
hainanense (Merr. & Chun) Li, 135
henryi (Kraenzl.) S. Y. Hu, 129
quadrangulum Rehd., 129
serratum (Diels) Diels, 129
var. *quadrangulum* (Rehd.) C. Chen, 129
tenuicaule (C. Chen) C. Hansen, 134

SONERILA Roxb.
esquirolii Lév. 1907, non 1913, 129
esquirolii Lév. 1913, non 1907, 129
henryi Kraenzl., 129.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **10**, 1988,
section B, *Adansonia,* n° 2 : 137-144

Une nouvelle combinaison dans *Abelmoschus* Medik. *(Malvaceae)*, un gombo d'Afrique de l'Ouest et centrale

J. M. C. STEVELS

Résumé : Une nouvelle combinaison est établie dans *Abelmoschus* Medik. *(Malvaceae)* : *A. caillei* (A. Chev.) Stevels, une espèce cultivée importante, un gombo mis en évidence par SIEMONSMA (1982*a, b*), rencontré de la Guinée au Zaïre.

Summary : A new combination in *Abelmoschus* Medik. *(Malvaceae)* is established : *A. caillei* (A. Chev.) Stevels, an important cultivated species, an okra given prominence by SIEMONSMA (1982*a, b*), found from Guinea to Zaïre.

Josine M. C. Stevels, Université Agronomique, Division de Phytotaxonomie, B.P. 8010, 6700ED, Wageningen, Pays-Bas.

Le genre *Abelmoschus* a été décrit par MEDIKUS (1787). Il se base essentiellement sur le fait que les capsules sont loculicides seulement dans leur région dorsale, ce qui est cependant le cas pour presque tous les *Hibiscus*. Pour cette raison, la grande majorité des auteurs ont traité *Abelmoschus* comme une section du genre *Hibiscus* L. HOCHREUTINER (1924) a rétabli *Abelmoschus* au niveau générique, soulignant la caducité du calice et la plupart des auteurs contemporains l'ont accepté comme genre distinct (e.g. HAUMAN, 1963 ; van BORSSUM WAALKES, 1966 ; BATES, 1968 ; SIEMONSMA, 1982*a, b* ; CHARRIER, 1984). Ce genre se distingue du genre *Hibiscus* par le calice spathiforme, à cinq dents courtes, adné à la corolle et au tube staminal et caduc avec eux après la floraison.

La plante principalement cultivée pour ses jeunes fruits et connue sous les noms gombo en français, okra ou lady's finger en anglais, et sous le nom scientifique *Abelmoschus esculentus* (L.) Moench., est un des légumes les plus importants des régions tropicales et subtropicales. En Afrique de l'Ouest et centrale la grande variété des cultivars locaux de gombos se rattache en fait à deux taxons qui sont très distincts sur les plans morphologique, agronomique et cytogénétique (SIEMONSMA, 1982*a, b*). Cet auteur a décrit les deux taxons sous les noms de « type Soudanais » et de « type Guinéen ». Le « type Soudanais » correspond à *Abelmoschus esculentus*, tandis que le « type Guinéen » jusqu'à présent n'a pas encore reçu d'appellation au niveau spécifique. HAMON (1985) a introduit le nom « Taxon de l'Afrique de l'Ouest » ou « Taxon ouest africain » au lieu de « type Guinéen ».

CHEVALIER (1940), regardant encore *Abelmoschus* comme une section du genre *Hibiscus*, a publié validement la variété *caillei* dans l'espèce *Hibiscus manihot* L. Il donne une diagnose latine et une description en français, accompagnées d'un dessin du type. Il se réfère à un seul exemplaire récolté en Guinée. CHEVALIER ajoute que c'est une plante ayant les principaux caractères de *H. esculentus* et qu'elle est cultivée par la population locale. Le matériel de *A. sp.*

« type Guinéen » correspond bien à l'échantillon que CHEVALIER a décrit comme variété dans *A. manihot*.

Dans la littérature et dans les herbiers *A. sp.* « type Guinéen » est souvent confondu avec *A. esculentus*. Ce taxon est nommé *A. manihot* ou déterminé comme *A. manihot* var. *caillei*. Cela pourrait être dû au fait que les deux « types » sont souvent cultivés en association et que les jeunes fruits sont vendus en mélange sur les marchés. Il est aussi possible que le « type Guinéen » n'a pas retenu l'attention des taxonomistes parce que c'est une plante cultivée. Pourtant des caractères distinctifs sur les plans morphologique, agronomique et cytogénétique justifient un rang spécifique et il est souhaitable d'établir la nouvelle combinaison *Abelmoschus caillei* (A. Chev.) Stevels. Les principaux caractères morphologiques différentiels entre *A. caillei*, *A. esculentus* et *A. manihot*, ainsi que quelques autres caractéristiques, sont présentés dans le Tableau 1. *A. caillei* se distingue notamment par le nombre et la largeur des bractées de l'épicalice.

Une information détaillée concernant les aspects agronomiques discriminants entre *A. caillei* et *A. esculentus* est donné par SIEMONSMA (1982*a*).

SINGH & BHATNAGAR (1975) ont été les premiers à rapporter le nombre chromosomique particulièrement élevé (2n = 194) dans un de ces « types » de gombo. D'après leur description succincte, on pourrait conclure qu'il s'agit de *A. caillei*. VAN DER LAAN & DEKKERS (*in* SIEMONSMA, 1982*a*, *b*) ont observé 2n = 184-200 chromosomes sur du matériel somatique de *A. caillei* de la Côte d'Ivoire. Ces nombres chromosomiques, les plus élevés dans le genre, distinguent clairement *A. caillei* des autres espèces et renforcent encore plus son élévation au rang d'espèce. De plus, l'identification des taxa du genre peut se faire de façon certaine dès le stade de graine, par électrophorèse (HAMON & YAPO, 1986).

Dans les conditions naturelles, les deux espèces de gombo cultivées en Afrique de l'Ouest maintiennent d'abord leur intégrité génétique par leur mode reproductif, qui est essentiellement autogame. Puis, les hybrides éventuels sont des plantes vigoureuses qui présentent néanmoins une fertilité fortement réduite. Leur potentiel reproductif est faible si bien que l'intégrité génétique des deux espèces est préservée (HAMON, 1987).

Abelmoschus caillei (A. Chev.) Stevels, *stat. & comb. nov.*

— *Hibiscus manihot* L. var. *caillei* A. CHEV., Rev. Bot. Appl. Agr. Trop. 20 : 322 (1940).
— *Hibiscus esculentus* auct. div., *non* L., e.g. F.W.T.A., ed. 2, 1 (2) : 348 (1958).
— *Abelmoschus manihot* (L.) MEDIK., auct. div., *non* (L.) MEDIK., e.g. Fl. Congo Belge 10 : 144 (1963).
— *Abelmoschus sp.* « type Guinéen » (« Guinean type » en anglais) : SIEMONSMA, La culture du Gombo *(Abelmoschus spp.)*, Légume-fruit tropical, Wageningen, Pays-bas (1982).
— *Abelmoschus sp.* « Taxon de l'Afrique de l'Ouest » ou « Taxon ouest africain » (« West african taxon » en anglais) : HAMON, Plant Gen. Res. Newsl. 61 : 26-28 (1985).

TYPE : *Caille in Herb. Chevalier 14910*, Guinée française : Kouria, au Fouta-Djalon, vers 700 m (holo-, P!).

Plante herbacée, annuelle à bisannuelle, vigoureuse, dressée, jusqu'à 5 m de hauteur, en général fortement ramifiée, à branches dressées à retombantes, contenant toujours des cellules à mucilage, souvent à sécrétions globuleuses et gluantes sur le frais, à poils simples, raides,



Fig. 1. — **Abelmoschus caillei** (A. Chev.) Stevels : **1,** rameau florifère × 2/3 ; **2,** feuille × 2/3 ; **3,** fleur ouverte, deux bractées de l'épicalice et deux pétales enlevés × 2/3 ; **4,** bractée de l'épicalice, face ext. × 2 ; **5,** tube staminal, ouvert, et gynécée × 1 ; **6,** anthère × 10 ; **7,** jeune fruit avec épicalice × 2/3 ; **8,** capsule mûre × 2/3 ; **9,** *idem*, coupe transversale × 2/3 ; **10,** graine de profil × 2 ; **11,** embryon de profil × 2 ; **12,** embryon de face × 2 ; **13,** plantule × 2/3. (1, *van Veldhuizen 1159* ; 3-6, 9, 11, 12, *van Veldhuizen 1159*, en alcool ; 2, 7, *van Veldhuizen 1158* ; 8, 10, *van Veldhuizen 1183* ; 13, *van Veldhuizen 1126*). — Dessin W. WESSEL-BRAND.

TABLEAU 1 : Différences morphologiques entre *Abelmoschus caillei, A. esculentus* et *A. manihot*, ainsi que quelques autres caractéristiques importantes.

	A. caillei	*A. esculentus*	*A. manihot*
Plante	annuelle à bisannuelle	annuelle	vivace
Bractées de l'épicalice			
— nombre	(5-) 7-9 (-10)	(7-) 8-12 (-15)	(4-) 5-6 (-8)
— forme	ovales à triangulaires	linéaires à étroitement ovales	ovales à triangulaires
— longueur (mm)	10-35	5-25	10-30
— largeur (mm)	4-15	0,5-3	5-10
— caducité	caduques bien après l'anthèse	caduques à l'anthèse	persistantes
Pédicelle			
— longueur en fleur (cm)	1-4,5	0,5-3	1-5
— longueur en fruit (cm)	3-13	2-7	3-8
Fruit			
— forme	ovoïde à cylindrique	cylindrique	ellipsoïde
— nombre d'arêtes	(5-) 7-12	(5-) 7-10	5
— longueur (cm)	(5-) 6-15 (-25)	(5-) 10-25 (-35)	3,5-6
— diamètre (cm)	(1-) 2-4 (-5)	(1-) 2-4 (-5)	2-2,5
— pubescence	(éparsement) tomenteux, parfois parsemé de poils raides	(éparsement) tomenteux	densément hispide
— position	dressé à pendant	dressé	dressé
Graines			
— diamètre (mm)	3-5	3-6	3-4
Nombres chromosomiques (2n)	184-200	± 130 (66-144)	60-68 ; 130-138
Répartition géographique	Afrique de l'Ouest et centrale	la plupart des régions (sub)-tropicales	surtout en Asie de Sud-Est, rare en Afrique et en Amérique
Zones climatiques en Afrique de l'Ouest	de préférence en zone guinéenne-équatoriale et en zone soudano-guinéenne	de préférence en zone soudanienne et en zone sahélienne	
Utilisation comme légume	principalement les jeunes fruits, aussi bien que les feuilles	principalement les jeunes fruits, aussi bien que les feuilles	seulement les feuilles



Fig. 2. — **Abelmoschus caillei** (A. Chev.) Stevels : **1,** jeune fruit ; **2,** rameau florifère ; **3,** fleur de face ; **4,** fleur de profil ; **5,** fleur de dos. (1, *van Veldhuizen 1158* ; les autres, *van Veldhuizen 1159*). — Photos A. DE GRAAF.

disséminés, parfois mêlés de quelques poils bifurqués. Tiges cylindriques, souvent ± anguleuses en herbier, souvent ligneuses à la base, fibreuses, vert clair à rouge violacé, à poils clairsemés ou glabres. Stipules filiformes à étroitement triangulaires, de (7-) 10-15 (-20) mm de longueur, parfois fendues jusqu'à la base, caduques, (± éparsement) hispides, spécialement sur les bords. Feuilles alternes, de forme et de dimension variées. Pétiole de (4-) 10-35 (-60) cm de longueur, souvent teinté de rouge, avec une ligne de poils strigueux à soyeux sur la face supérieure, glabrescent ailleurs. Limbe herbacé, circulaire à transversalement largement elliptique en contour, de (7-) 12-20 (-50) × (7-) 12-30 (-50) cm, à base cordée, parfois lobulé-sinueux, le plus souvent 5-7-palmatifide à -palmatipartite ; lobes triangulaires, ovales à obovales ou elliptiques à étroitement elliptiques, séparés par des sinus aigus à obtus, à sommet acuminé, à bord serrate à crénelé ; en dessus vert foncé, parfois ± teinté de rouge au centre, en dessous vert grisâtre, les nervures vertes à rouge violacé, à poils disséminés, surtout sur les nervures, les deux faces parsemées de petites pointes, à nervation palmée, à 5-9 nervures basales, les nervures secondaires sécantes au bord du limbe, les tertiaires ± parallèles.

Fleurs axillaires, solitaires ou en petits racèmes terminaux par réduction ou avortement des feuilles supérieures, hermaphrodites, régulières. Bourgeons floraux coniques à ± ovoïdes, à sommet cuspidé. Pédicelles longs de 1-4,5 cm à l'anthèse, puis s'accroissant jusqu'à 3-13 cm à maturité du fruit, élargis vers l'apex, (± éparsement) hispides. Epicalice à (5-) 7-9 (-10) bractées libres, caduques bien après l'anthèse, ovales à triangulaires, de 10-35 × 4-15 mm, à sommet aigu à acuminé, (± éparsement) hispides, surtout sur les bords. Calice spathiforme, avec 5 dents à l'apex, de 2-7 cm de longueur, se fendant latéralement à l'épanouissement de la corolle, adné et caduc avec la corolle et le tube staminal après l'anthèse, vert clair à vert, légèrement tomenteux à soyeux à l'extérieur, strigueux à soyeux à l'intérieur. Corolle à préfloraison contournée, jaune, virant souvent au rose après l'anthèse, pourpre foncé au centre ; 5 pétales libres, délicats, ± asymétriquement obovales, de 4-9 × 3-7,5 cm, à sommet obtus à rétus, à base ± onguiculée et charnue, glabres (sauf intérieurement vers la base). Androcée en tube staminal dilaté à la base, de 20-35 mm de longueur, blanc ; filets libres à l'apex, de 0,5-3 mm de longueur ; anthères garnissant le tube staminal jusqu'à la base, dorsifixes, réniformes, uniloculaires ; loges à déhiscence longitudinale extrorse ; pollen échinulé. Ovaire supère, entouré par la base dilatée du tube staminal, conique à ± ovoïde, de 8-12 mm de longueur et de 7-10 mm de diamètre, arrondi à (5-) 7-12-côtelé, tomenteux à hispide, (5-) 7-12-loculaire, à placentation axile ; ovules nombreux, en deux rangs dans chaque loge, ascendants, anatropes. Style passant par le tube staminal, de 6-18 mm de longueur, divisé au sommet en 5-12 branches longues de 3-5 mm, chacune terminée par un stigmate ± discoïde, pourpre foncé, papilleux et pubérulent.

Fruit : capsule (5-) 7-12-loculaire, dressée à pendante, ovoïde à cylindrique, de (5-) 6-15 (-25) cm de longueur et (1-) 2-4 (-5) cm de diamètre, ± ronde ou anguleuse à (5-) 7-12 arêtes, concave entre les côtes, à sommet longuement acuminé, parfois ± courbé, à base tronquée, grisâtre à brunâtre, parfois violacée, (éparsement) tomenteuse, parfois parsemée de poils raides, à déhiscence le plus souvent complètement loculicide, parfois seulement partiellement ou ne s'ouvrant pas du tout. Graines nombreuses, 5-20 par loge, globuleuses à sub-réniformes, de 3-5 mm de diamètre, vert grisâtre à noirâtres, avec des minuscules excroissances en rangs concentriques, portant assez souvent de longs poils, surtout sur le hile ; embryon courbe, à 2 cotylédons foliacés et pliés, entouré par l'albumen.

Plantules à germination épigée. Racine pivotante. Hypocotyle de 2,5-10,5 cm de longueur.

vert clair, hispidulé. Cotylédons ± inégaux, foliacés, largement elliptiques à circulaires, de 11-40 × 9-40 mm, verts en dessus, vert grisâtre en dessous, à pétiole hispidulé, à limbe clairsemé de poils courts, raides, surtout sur les nervures et le bord. Premières feuilles à pétiole parfois teinté de rouge, à limbe ovale à largement ovale, de 35-75 × 35-55 mm, à base ± cordée, à sommet acuminé à obtus, à bord serrate à crénelé, parsemées de poils raides, surtout sur les pétioles, les nervures et la marge [1].

Cette espèce a été récoltée en Afrique de l'Ouest et centrale en Guinée, en Sierra Leone, au Liberia, en Côte d'Ivoire, au Burkina Fasso, au Ghana, au Togo, au Bénin, au Nigeria, au Cameroun, au Gabon et au Zaïre. Les collecteurs indiquent souvent qu'il s'agit de plantes cultivées. La répartition géographique de *A. caillei* semble se limiter aux régions les plus humides de l'Afrique de l'Ouest et centrale (les climats guinéens). D'après SIEMONSMA (1982*a*), ceci peut être expliqué, entre autres, par ses besoins photopériodiques.

MATÉRIEL ÉTUDIÉ. — GUINÉE : *Caille in Chevalier 14910*, Kouria (P, type) ; *Spirito Santo 2818*, Bifatu (BR). — SIERRA LEONE : *Morton 3334*, Kurubonla (K, WAG) ; *Thomas 3341*, Bumbuna (K). — LIBERIA : *Johnston s.n.*, within 20 miles of Karkatown (K). — CÔTE D'IVOIRE : *Attafuah 5022* (WACRI), Ankaase near Anyinam (K) ; *Chevalier 16552*, Bouroukrou (P) ; *34141*, Dimbokro (P) ; *collection Siemonsma*, 235 échantillons de localités diverses (WAG). — GHANA : *Cummins 200*, s. loc., Aschanti expedition 1895-96 (K) ; *Morton s.n.*, below Vane (K). — NIGERIA : *Emwiogbon 65865* (FHI), Orlu (K) ; *van Eynatten 1317, 1537*, Gambari (WAG). — CAMEROUN : *Dang 95*, Station principale de Pisciculture de Melen, Yaoundé (P) ; *Westphal & Westphal-Stevels 8730*, champ près de Mfou (WAG) ; *9084*, marché de Garoua (WAG) ; *9209*, jardin à Yaoundé ; *9225, 9481*, jardin botanique de l'E.N.S.A., Nkolbisson (WAG) ; *9854, 9855, 9859*, champ près du jardin botanique de l'E.N.S.A., Nkolbisson (WAG) ; *9900*, champ abandonné à Yaoundé (WAG) ; *W. de Wilde c.s. 1230*, bord de la forêt, Nkolbisson (P, WAG). — Matériel cultivé en serre à Wageningen, Pays-Bas : *van Veldhuizen 1123-1127, 1150-1152, 1158-1166, 1176-1185*, de graines issues d'une multiplication en Côte d'Ivoire : graines en provenance de localités diverses au Cameroun (WAG). — GABON : *Breteler et al. 8906*, Zomoko, 25 km S of Mitzic (WAG). — ZAÏRE : *Achten 490*, Litendele (BR) ; *Bonnivar 3*, cours inférieur de l'Ikelemba (BR) ; *Brynaert 120, 197*, Gimbi (BR) ; *Flamigni 391*, Kitoloba (BR) ; *Germain 236*, Yangambi (BR) ; *Gilbert in du Bois 463*, Bambesa (BR) ; *Gillet 967*, Kisantu (BR) ; *Goossens 4757*, Libanza (BR) ; *Jans 515*, s. loc. (BR) ; *Laurent 118, 178, 185*, Gimbi (BR) ; *Ntahobaunka 3*, Kisangani (BR) ; *Oddon in Gillet s.n.*, Sanda (BR) ; *Seret 1112*, Eala (BR) ; *Vanderyst 30048, 30051*, Kisantu (BR).

REMERCIEMENTS : Je tiens particulièrement à remercier le Dr. S. HAMON pour son appui effectif ; les Drs. F. J. BRETELER, J. S. SIEMONSMA et E. WESTPHAL pour leur lecture critique du manuscrit ; M. A. DE GRAAF pour les photos et la préparation du matériel photographique ; Mme W. WESSEL-BRAND pour le dessin botanique.

BIBLIOGRAPHIE

BATES, D. M., 1968. — Notes on the cultivated Malvaceae 2. Abelmoschus. *Baileya* 16 (3) : 99-112.

BORSSUM-WAALKES, J. van, 1966. — Abelmoschus. *In* : Malesian Malvaceae revised. *Blumea* 14 (1) : 89-105.

CHARRIER, A., 1984. — *Genetic resources of the genus Abelmoschus Med. (Okra)*. AGPG : IBPGR/84/194 : 1-61, Rome.

1. Description adaptée de SIEMONSMA (1982*a*).

CHEVALIER, A., 1940. — L'origine, la culture et les usages de cinq Hibiscus de la section Abelmoschus. *Rev. Bot. Appl. Agr. Trop.* 20 : 319-328, 402-419.

HAMON, S., 1985. — Collaboration entre l'ORSTOM et l'IBPGR : les Ressources Génétiques du genre Abelmoschus. *Pl. Genet. Res. Newsl.*, AGP : PGR/61 : 26-28.

HAMON, S., 1987. — *Organisation génétique du genre Abelmoschus (gombo) : co-évolution de deux espèces cultivées de gombo en Afrique de l'Ouest (A. esculentus et A. caillei)* : 1-217. Thèse Université de Paris-Sud, Centre d'Orsay, Paris.

HAMON, S. & YAPO, A., 1986. — Perturbation induced within the genus Abelmoschus by the discovery of a second edible okra species in West Africa. *Acta Hort.* 182 : 133-144.

HAUMAN, L., 1963. — Abelmoschus. *In* : *Flore du Congo, du Rwanda et du Burundi* 10 : 142-145.

HOCHREUTINER, B. P. G., 1924. — Genres nouveaux et genres discutés de la famille des Malvacées. *Candollea* 2 : 79-90.

KEAY, R. W. J., 1958. — Hibiscus. *In* HUTCHINSON, J. & DALZIEL, J. M. : *Flora of West Tropical Africa*, ed. 2, 1 (2) : 343-348.

MEDIKUS, F. K., 1787. — Abelmoschus. *In* : *Ueber einige künstliche Geslechter aus der Malven-Familie, denn der Klasse der Monadelphien* : 45-46, Mannheim.

SIEMONSMA, J. S., 1982*a*. — *La culture du Gombo (Abelmoschus spp.), Légume-fruit tropical, avec référence spéciale à la Côte d'Ivoire* : 1-297. Thèse Université Agronomique, Wageningen.

SIEMONSMA, J. S., 1982*b*. — West african okra — morphological and cytological indications for the existence of a natural amphidiploid of Abelmoschus esculentus (L.) Moench and A. manihot (L.) Medikus. *Euphytica* 31 : 241-252.

SINGH, H. B. & BHATNAGAR, A., 1975. — Chromosome number in an okra from Ghana. *Indian J. Genet. Plant Breed.* 36 (1) : 26-28.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4ᵉ sér., **10**, 1988,
section B, *Adansonia*, n° 2 : 145-148

Note sur quelques *Acanthaceae* des Mascareignes

J. BOSSER & H. HEINE

Résumé : Description d'une nouvelle espèce de *Barleria* L. ; combinaisons nouvelles dans les genres *Dicliptera* Juss., *Strobilanthes* Blume et *Phlogacanthus* Nees.

Summary : Description of a new species of *Barleria* L. ; new combinations in *Dicliptera* Juss., *Strobilanthes* Blume, and *Phlogacanthus* Nees.

Jean Bosser, O.R.S.T.O.M., Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 Paris, France.
Heino Heine, C.N.R.S., Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 Paris, France.

Barleria observatrix Bosser & Heine, *sp. nov.* — Fig. 1.

Frutex 1,5-2 m altus. Lamina folii integra, anguste ovalis, apice sub-acuminata, basi cuneiformis, (3-) 4-12 × (1-) 1,5-3 cm ; margines ciliati ; petiolus pubescens, applanatus, 7-25 mm longus. Inflorescentiae breves, densae, axillares, ex dichasiis constantes ; pedunculi 1-2,5 cm longi ; pedicelli 1,5-5 mm longi. Flos pallide caeruleus vel malvinus. Sepala 4, libra, inaequalia ; 2 exteriora oblonga, subacuta vel obtusa, 1,2-2 cm longa, utrinque pubescentia ; 2 interiora ovalia, acuta, 6-8 mm longa, dorso pubescentia et carinata, apice pilis glandulosis pluricellularibus instructa. Corolla 2,8-3,3 cm longa ; tubus 1,4-1,8 cm longus ; lobi 5, subequales, obovales, 10-13 × 7-8 mm. Stamina 2, exserta, circa medio tubi affixa ; antherae ca. 4 mm longae, basi inequaliter bilobatae ; staminodia 3, rudimentaria. Discus annularis, 1 mm altus. Ovarium biloculare, ovulis in quoque loculo 2 ; stylus 3-3,5 cm longus ; stigma punctiforme. Capsula ovoidea, acuta, 1,5-1,8 cm longa. Semina 2 (-4), applanata, suborbicularia, diametro ca. 5 mm, pilis adpressis obtecta.

TYPE : *A. Wiehe, R. Julien & J. Guèho in MAU 17000*, île Maurice, Corps de Garde, 18.5.1975 (holo-, MAU! ; iso-, K, MAU, P!).

Arbrisseau très ramifié, haut de 1,5-2 m, à tronc de 8-10 cm de diamètre, ± décombant ; écorce gris pâle. Rameaux jeunes brun noirâtre, un peu aplatis, ± sétuleux et à nombreux cystolithes. Feuilles vert sombre dessus, plus pâles dessous, à 5-8 paires de nervures secondaires ascendantes, saillantes sur la face inférieure ; cystolithes relativement grands et assez clairsemés, visibles surtout sur la face supérieure. Inflorescences compactes, denses, atteignant 5-6 cm de longueur, composées de cymes bipares. Bractées foliacées, parfois un peu pourpres au sommet, les plus longues atteignant 2-3 × 0,3-0,5 cm. Fleurs bleu pâle ou mauves, à tube blanchâtre ; étamines et anthères crème, devenant brun chocolat ; filets blancs. Sépales 4, les 2 plus grands plurinerves, les nervures secondaires presque parallèles à la médiane, anastomosées ; nervation presque tessellée. Etamines 2 ; filets longs de 15-17 mm, un peu pubescents à la base ; anthères oblongues, un peu arquées, inégalement bilobées à la base, les lobes parfois munis de quelques poils courts ; staminodes 3, rudimentaires, entre les points

d'insertion des 2 étamines. Ovaire glabre, à 2 loges bi-ovulées. Capsule noirâtre ou brunâtre, lisse. Graines 2 (-4), aplaties, entièrement couvertes par de longs poils hygroscopiques, grisâtres, fortement apprimés.

Espèce endémique de l'île Maurice. Un seule station est connue : Corps de Garde, au pied d'une falaise abrupte, où un petit peuplement de 12-15 pieds a été trouvé. La plante fleurit et fructifie bien et devrait être multipliée.

Elle a des affinités avec *Barleria decaisneana* Nees de Madagascar et des Comores, signalé aussi de l'île Astove, mais s'en distingue par les grands sépales oblongs, les lobes de la corolle plus grands, les étamines insérées à la moitié de la hauteur du tube de la corolle (et non au 1/3), les anthères plus grandes et les cystolithes plus grands et plus clairsemés sur les limbes foliaires.

L'épithète « *observatrix* » est tirée du nom de la station « le Corps de Garde », montagne dominant la plaine, qui était un poste d'observation.

MATÉRIEL ÉTUDIÉ. — Ile Maurice : *Bosser 22701*, Corps de Garde, mai 1982, fl. (P) ; *A. Wiehe in MAU 16986*, eastern flank of Corps de Garde, 29.3.1975, fr. (MAU) ; *A. Wiehe, R. Julien & J. Guého in MAU 17000*, Corps de Garde, eastern flank, 18.5.1975, fl. et fr. (type) (K, MAU, P).

Dicliptera falcata (Lam). Bosser & Heine, *comb. nov.*

— *Justicia falcata* LAM., Encycl. Méth., Bot., 1 : 629 (1785) ; Illustr. 1 : 38 (1791).
— *Dicliptera falcata* (LAM.) B. D. JACKSON, Ind. Kew. 1 (2) (1893) « Poiret ex Steudel, Nomencl. bot., ed. 1 : 274 », *nom. illeg. in syn.*
— *Justicia laevigata* VAHL, Symb. 2 : 9 (1791) ; Enum. 1 : 149 (1804) ; WILLDENOW, Sp. Pl. 1 : 95 (1797). Type : indiqué *Thouin*, Java, plus vraisemblablement de Maurice (P?), non trouvé.
— *Dicliptera laevigata* (VAHL) JUSS., Ann. Mus. Paris 9 : 268 (1807) ; NEES *in* DC., Prodr. 11 : 476 (1849) ; BOJER, Hort. Maurit. : 261 (1837) ; BAKER, Fl. Maurit. and Seychelles : 249 (1877) ; R. E. VAUGHAN, Maurit. Inst. Bull. 1 : 68 (1937).

TYPE : *Sonnerat s.n.*, isle de France (holo-, P-LA!).

STEUDEL, Nomencl. bot., ed. 1 : 274 (1821) cite « *D. (Dicliptera) falcata* Poir. » dans la synonymie de *Dicliptera laevigata* (Vahl) Juss. Ce binôme constituait une combinaison nouvelle, mais, publié en synonymie, il ne peut être considéré comme valable (Art. 34.1 du Code international de Nomenclature botanique). Il en est de même dans la 2e édition de Nomenclator (1840), ainsi que pour la citation de ce binôme dans Index Kewensis (1893).

POIRET, Encycl. Method. Bot., Suppl. 2 : 93 (1811), sous « Carmantine », signale la publication par JUSSIEU du genre *Dicliptera* et cite les espèces rattachées à ce genre, parmi elles *D. laevigata* (Vahl) Juss. Mais, tout en disant qu'il reconnaît la nécessité de diviser le grand genre *Justicia*, il préfère « pour ne point trop s'écarter du plan de l'ouvrage », conserver *Justicia* dans l'acceptation de LAMARCK. Sous « Carmantine à faucille » il cite donc *Justicia falcata* Lam., et son synonyme *J. laevigata* Vahl, ne faisant plus allusion au *Dicliptera laevigata* (Vahl) Juss. Il ne crée pas le binôme *D. falcata* comme le dit STEUDEL, *l.c.* : 274 (1821). On ne comprend pas pourquoi STEUDEL retient *Dicliptera laevigata* (Vahl) Juss. et met en synonymie de ce nom « *D. falcata* Poir. » et *Justicia falcata* Lam. plus ancien.

Dicliptera falcata est une espèce endémique de l'île Maurice. Peut-être est-elle éteinte. Elle

a été trouvée jusqu'en 1864 à plusieurs reprises, toujours sur le Mt du Pouce. Depuis cette époque, aucune récolte n'a été faite. Mais il existe à notre avis encore une chance de la retrouver sur certaines falaises abruptes de la chaîne Pouce qui ont été peu prospectées.

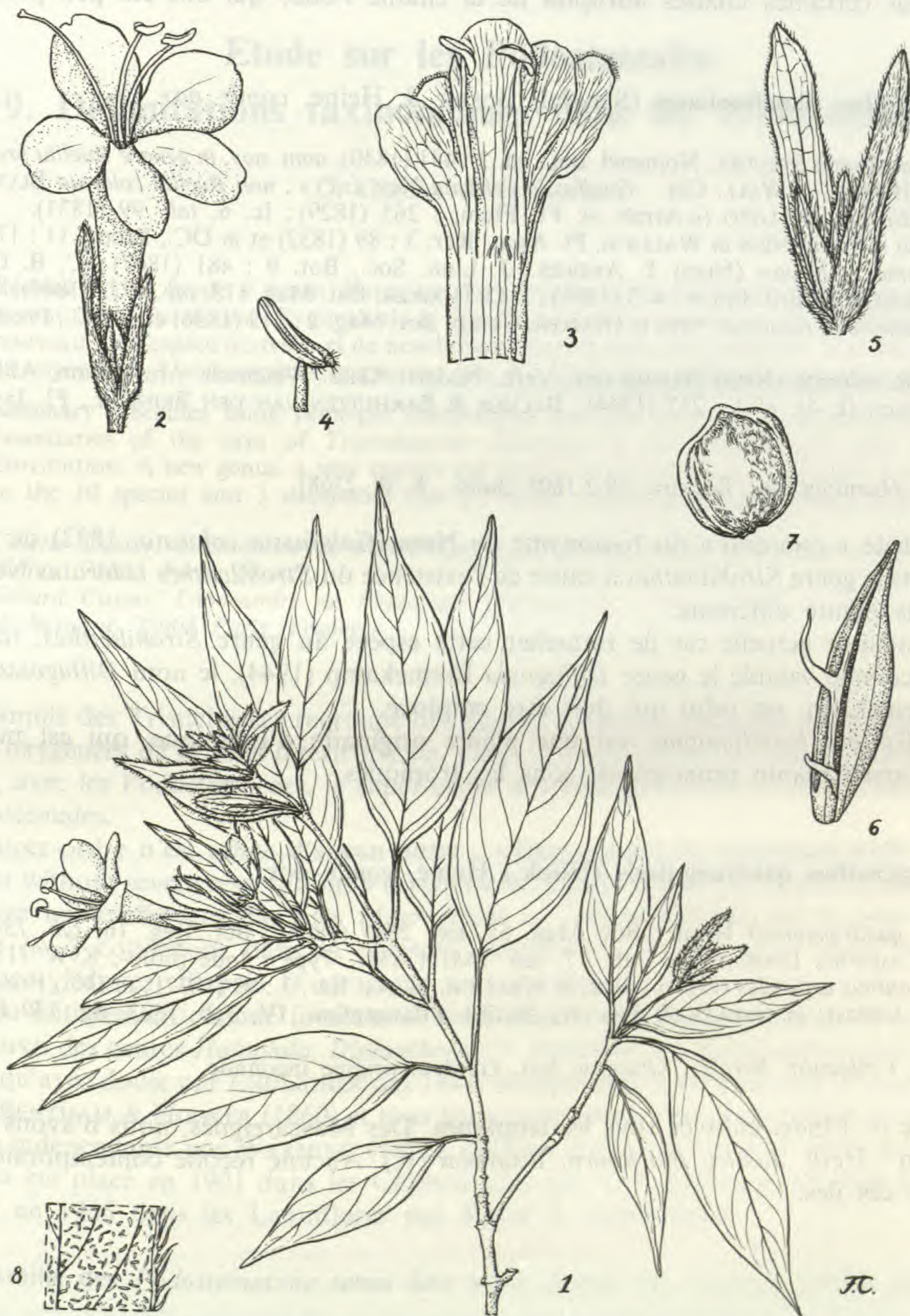


Fig. 1. — **Barleria observatrix : 1,** rameau fleuri × 2/3 ; **2,** fleur × 3/2 ; **3,** corolle ouverte montrant l'androcée × 3/2 ; **4,** anthère × 3 ; **5,** calice × 5/2 ; **6,** une valve du fruit × 5/2 ; **7,** graine × 3 ; **8,** portion du limbe foliaire, face supérieure × 1. (*Wiehe, Julien & Guého in MAU 17000*).

a été trouvée jusqu'en 1864 à plusieurs reprises, toujours sur le Mt du Pouce. Depuis cette époque, aucune récolte n'a été faite. Mais il existe à notre avis encore une chance de la retrouver sur certaines falaises abruptes de la chaîne Pouce qui ont été peu prospectées.

Strobilanthes hamiltonianus (Steudel) Bosser & Heine, *comb. nov.*

— *Ruellia hamiltonia* STEUDEL, Nomencl. bot., ed. 2 : 481 (1840), *nom. nov. in genere Ruellia pro « Ruellia colorata* Hamilt., *in* WALL. Cat. : *Goldfussia colorata* Ness (*sic*) » ; *non Ruellia colorata* BLUME, Bijd. : 795 (1826), *nec* VELLOZO (« Arrab. »), Fl. Flum. : 265 (1829) ; Ic. 6, *tab. 99* (1831).
— *Goldfussia colorata* NEES *in* WALLICH, Pl. Asiat. Rar. 3 : 89 (1832) et *in* DC., Prodr. 11 : 176 (1847).
— *Strobilanthes coloratus* (NEES) T. ANDERS., J. Linn. Soc., Bot. 9 : 481 (1867) ; C. B. CLARKE *in* J. D. HOOKER, Fl. Brit. Ind. 4 : 473 (1884) ; J. D. HOOKER, Bot. Mag. 113, *tab. 6922* (1887), *nom. illeg.*, *non Strobilanthes coloratus* NEES *in* HOOKER, Comp. Bot. Mag. 2 : 312 (1836) et *in* DC., Prodr. 11 : 186 (1847).
— *Diflugossa colorata* (NEES) BREMEKAMP, Verh. Nederl. Akad. Wetensch. Amsterdam, Afd. Natuurkunde, Sect. II, 41, n° 1 : 237 (1944) ; BACKER & BAKHUIZEN VAN DEN BRINK jr., Fl. Java 2 : 565 (1965).

TYPE : *Hamilton s.n.*, Borjora, 29.2.1808 (holo-, K-W 2368).

L'épithète « *coloratus* » du basionyme de NEES (*Goldfussia colorata*, 1832) ne peut être utilisée dans le genre *Strobilanthes* à cause de l'existence du *Strobilanthes coloratus* Nees (1836) qui est une plante différente.

La tendance actuelle est de rattacher cette espèce au genre *Strobilanthes*, mais si on reconnaît comme valable le genre *Diflugossa* Bremekamp (1944), le nom *Diflugossa colorata* (Nees) Bremekamp est celui qui doit être employé.

Strobilanthes hamiltonianus est une plante originaire d'Indonésie, qui est maintenant cultivée comme plante ornementale sous les tropiques.

Phlogacanthus quadrangularis (Hook.) Heine, *comb. nov.*

— *Justicia quadrangularis* HOOK., Bot. Mag. 55, *tab. 2845* (1828) ; Bot. Reg. 16, *tab. 1340* (1830).
— *Justicia asperula* LODD., Bot. Cab. 17, *tab. 1681* (1831). Type : Inde (holo-, K-W 7171).
— *Phlogacanthus asperulus* (LODD.) NEES *in* WALLICH, Pl. As. Rar. 3 : 99 (1832) ; *in* DC., Prodr. 11 : 321 (1847) ; LINDAU *in* ENGLER & PRANTL, Natürl. Pflanzenfam. IV, 3 b : 323, fig. 130 D (1895).

TYPE : Collection *Barclay*, Glasgow Bot. Garden, origine inconnue.

Plante de l'Inde, cultivée sous les tropiques. Des Mascareignes, nous n'avons vu qu'un échantillon : Herb. *Justice Blackburn*, Bourbon (K). Aucune récolte contemporaine n'a été faite dans ces îles.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4ᵉ sér., **10**, 1988,
section B, *Adansonia*, n° 2 : 149-177

Etude sur les Podostemales.
9. Délimitations taxinomiques dans les *Tristichaceae*

C. CUSSET & G. CUSSET

Résumé : Une étude à partir d'analyses en composantes principales permet de délimiter les taxons des *Tristichaceae*. Synopsis de la famille et carte de répartition géographique. Un genre nouveau, une espèce nouvelle et de nombreuses synonymies sont proposés. Une clé pratique des 10 espèces et 3 sous-espèces reconnues (sur 82 binômes spécifiques existants) est donnée.

Summary : Studies using principal components analyses lead to the establishment of clear boundaries of the taxa of *Tristichaceae*. Synopsis of the family, with map showing its distribution. A new genus, a new species and several synonymies are proposed. A practical key to the 10 species and 3 subspecies (on 82 binary combinations published) is given.

Colette Cusset, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 Paris, France.
Gérard Cusset, Laboratoire de Phytologie Quantitative, Université P. et M. Curie, 7, quai St Bernard, 75005 Paris, France.

La famille des Tristichacées regroupe des plantes herbacées de faible taille, inféodées aux eaux très oxygénées de la zone intertropicale. Dans la classification de DAHLGREN (1980), elle constitue, avec les Podostémacées, le super-ordre des *Podostemoniflorae* formé du seul ordre des Podostémales.

Ce super-ordre n'est affine d'aucun autre : « they cannot be associated with any other superorder without severe reservations » (DAHLGREN, 1980), encore que depuis LINDLEY (1830) on le range habituellement dans les *Magnoliidae* (= Dicotylédones) sur le seul critère de l'existence de 2 cotylédons dans la plantule. Auparavant il était placé dans les *Liliidae* (= Monocotylédones) d'après la structure souvent trimère de ses fleurs.

Conçu initialement comme formant la seule famille des *Podostemaceae*, ce super-ordre s'est appauvri des genres *Halophila, Diplanthera (= Halodule)* et *Hydrostachys* qui n'y étaient rattachés qu'avec doute par ENDLICHER dès 1841. *Halophila* en a été exclu par TULASNE (1852), suivi par BENTHAM & HOOKER (1860) et tous leurs successeurs. Par contre *Hydrostachys*, érigé en famille indépendante par WARMING (1891), opinion suivie par ENGLER (1894) et beaucoup d'autres, a été placé en 1901 dans les Callitrichales par VAN TIEGHEM suivi par CRONQUIST (1981), et en 1966 dans les Lamiiflores par RAUH & JÄGER-ZÜRN.

La famille des *Podostemaceae sensu lato* a été classée par ENGLER (1930) de la façon suivante :

— sous-famille des Weddellinoidées
  — tribu des Weddellinées, 1 genre (*Weddellina*)

— sous-famille des Tristichoidées
 — tribu des Tristichées, 4 genres (*Dalziella, Terniola, Lawia, Tristicha*)
— sous-famille des « Eupodostemonoidées »
 — tribu des Lacidées (7 genres)
 — tribu des « Eupodostémonées » (28 genres).

Bien que les connaissances, comme les récoltes, aient considérablement évolué dans les 50 dernières années, le schéma englérien peut encore être envisagé comme un regroupement correct des divers genres en séries au sens de BAILLON, fondées sur les seuls critères classificatoires de la morphologie externe. Les modifications principales à y apporter sont :

— Création de la sous-famille des « *Podostemonitinae* » par SZAFER (1952) pour l'espèce fossile *Podostemonites corollatus* Szafer, du Pliocène inférieur des Carpathes.

Cette plante, dioïque, à 3 sépales soudés, 3 pétales libres et 6 étamines (fleur femelle non connue), avec des stomates sur les feuilles, des faisceaux nervuraires fortement lignifiés et des lacunes aérifères n'est certainement pas une Podostémoniflore, et nous n'en parlerons plus.

— Création ou fusion de nombreux genres dans la sous-famille des Podostemonoidées, qui ne nous concerne pas directement ici.

— Création des genres *Terniopsis, Tristichopsis, Heterotristicha* et *Indotristicha*, et découvertes d'espèces bien caractérisées difficiles à placer dans un genre, en Chine, Malaisie et Australie (ce qui augmente considérablement l'aire de distribution) pour la sous-famille des Tristichoidées.

Ainsi que l'avait fait avec force WILLIS (1914) il est commode d'envisager 2 familles, les Tristichacées (inclus *Weddellina*) et les Podostémacées. En effet les Tristichacées ainsi comprises possèdent un périgone net dont sont dépourvues les Podostémacées munies, en revanche, d'une « spathelle ». En réalité, les petites pièces membraneuses de la fleur des Podostémacées *sensu stricto*, interprétées par les auteurs comme tépales ou staminodes, pourraient être, au moins en partie, homologues du périanthe des Tristichacées.

Bien que travaillant depuis plus de 20 ans sur ces plantes, il nous apparaît encore prématuré de donner une étude complète des Podostémoniflores. Ces plantes, de très petite taille, ont souvent fait l'objet de descriptions fort erronées et un examen personnel de toutes les populations connues s'est révélé indispensable. Ce travail à long cours est dans nos intentions, les populations paléotropicales des Podostémacées et l'ensemble des populations de Tristichacées ayant déjà été étudiées par nos soins.

I. MÉTHODOLOGIE

Les Tristichacées présentent plusieurs caractéristiques peu favorables à une étude d'ensemble, ce qui explique en partie l'étonnante prolifération de binômes dans cette famille ; *in fine* nous en citerons 82 (il en existe probablement d'autres) pour 10 espèces que nous reconnaissons.

Elles sont de très petite taille, la plante adulte pouvant être inférieure à 5 mm, ce qui ne facilite pas l'examen de leurs détails morphologiques et encore moins les mesures. Nous avons

constamment dessiné à la chambre claire, à un grossissement linéaire de 21,3 fois, plusieurs spécimens de chaque population examinée et toutes nos mesures ont été faites sur ces dessins, puis calculées en valeurs réelles en millimètres.

Leur physiologie très particulière les rend pratiquement impossibles à cultiver après un stade initial de 4 à 6 feuilles épicotylédonaires, même dans une eau soigneusement privée d'ions alcalins et avec un barbottage d'air constant. Des essais de transplantations dans le même torrent où avaient été prises les plantes mères, à une distance de seulement quelques dizaines de mètres, ont totalement échoué (WILLIS, 1902 ; CIFERRI, 1946 ; VAN STEENIS, 1981).

Comme de nombreuses espèces rhéophytiques, leur appareil végétatif est extrêmement variable. Au sein d'une même population :

— les plantes le plus longtemps immergées ont des rameaux allongés, avec des écailles distantes, souvent de forme linéaire ; elles sont le plus souvent stériles ;

— les plantes plus marginales sont à rameaux ramifiés assez courts, avec des écailles jointives, de forme triangulaire ; elles sont les plus fertiles ;

— les plantes des marges des populations, souvent jamais immergées mais arrosées par les embruns des cascades, ont des rameaux très courts, le plus souvent non ramifiés, avec des écailles fortement imbriquées, souvent de forme ovale ou largement triangulaire ; elles sont fertiles, mais souvent uniflores.

Cette variabilité de l'appareil végétatif rend très difficile une analyse qui en prendrait en compte des valeurs quantitatives, la variabilité intrapopulation apparaissant alors, comme des études préliminaires nous l'ont montré, très supérieure à la variation entre populations. Nous n'avons donc, dans la présente analyse, retenu que des critères du domaine floral, ceux-ci s'étant montrés pratiquement constants dans une population donnée.

La floraison d'une Tristichacée est extrêmement brève, en général provoquée par la décrue des eaux, et ne dépasse pas une durée de 2 à 3 jours, du stade bouton floral au stade fruit mûr. En tenant compte d'un certain étalement phénologique dans une même population, selon la position topographique et la vitesse de la décrue, on peut estimer à environ une semaine par an la période où il est possible de recueillir des échantillons en fleurs.

Les dates de décrue variant chaque année et étant relativement peu prévisibles, on comprend que les récoltes concernent le plus souvent des individus stériles ou en fruits. Parmi les 463 populations que nous avons examinées, nous n'en avons rencontré que 16 % renfermant des fleurs à l'anthèse, utilisables pour nos mesures.

Comme, par ailleurs, nous n'avons pris en compte, pour plus de rigueur, que des plantes de la zone intermédiaire des populations, à rameaux ramifiés pluriflores, nos possibilités de mesure ont encore été réduites. Cependant nos méthodes n'étant pas destructives, il nous a été possible d'inclure dans ce travail tous les échantillons répondant aux normes précédentes, et particulièrement de nombreux types. En effet, les auteurs des combinaisons spécifiques ont très généralement choisi comme types nomenclaturaux les « plus beaux » échantillons, les mieux pourvus en fleurs, c'est-à-dire ceux de la zone intermédiaire.

Dans chaque population 15 fleurs ont été mesurées et c'est la moyenne des mesures qui a été retenue pour les différents critères, à l'exception des populations 34, 56 et 59 où 10 mesures ont été faites et de la population 63 (7 mesures) par manque de matériel.

Grâce au concours de nombreux collègues étrangers, nous avons ainsi pu étudier

64 populations (Tableau 1) assez correctement réparties du point de vue géographique dans l'aire des Tristichacées (Carte 1), y compris le rarissime *Terniopsis sessilis* Chao de Chine du Sud. Les modalités de la distribution géographique des espèces de cette famille seront examinées dans un article ultérieur. Les populations étudiées sont représentées par les exsicatta suivants :

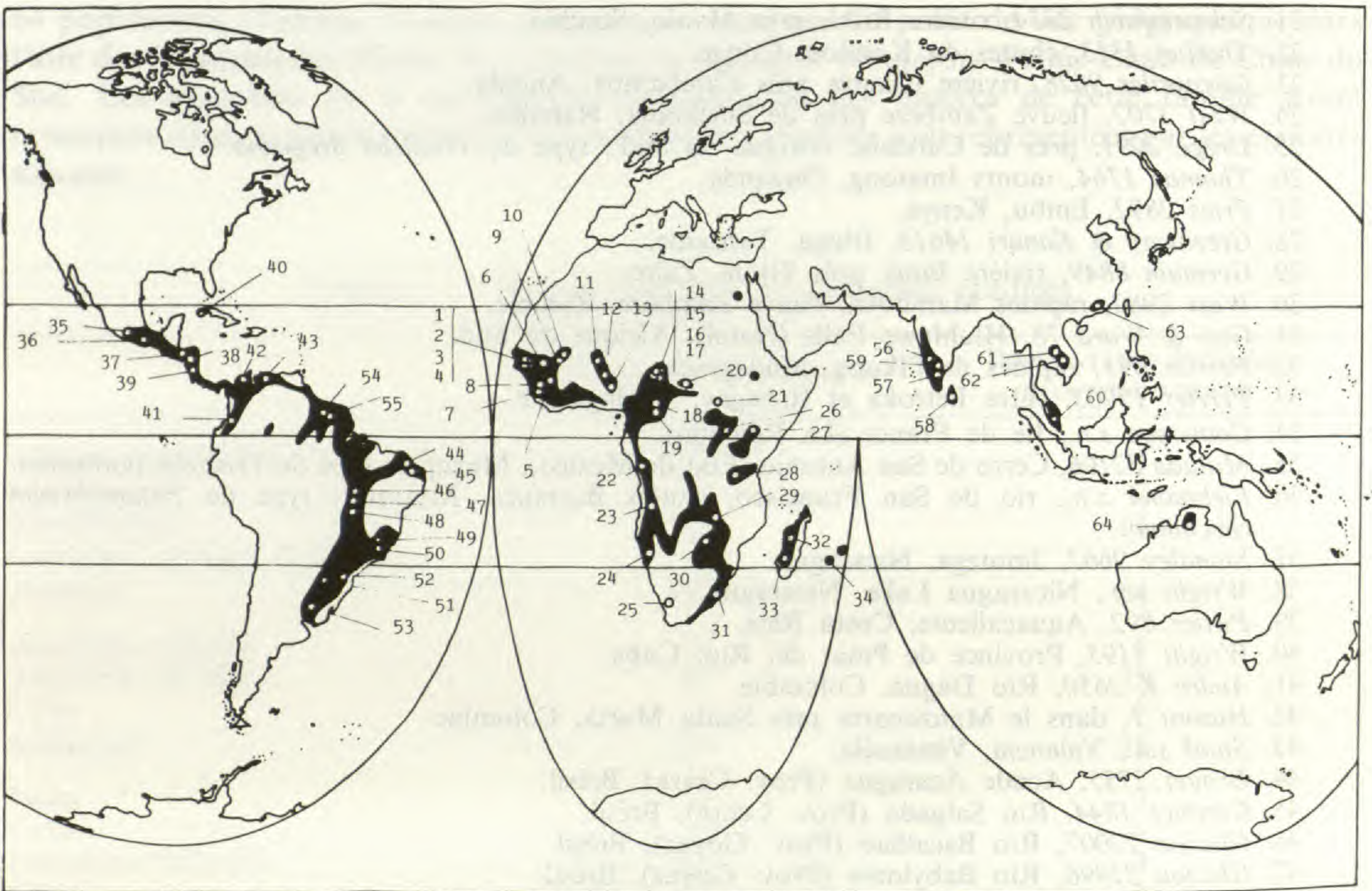
TABLEAU 1 : Populations des Tristichacées étudiées.

	POPULATIONS EXAMINÉES	POPULATIONS ÉTUDIÉES QUANTITATIVEMENT
Afrique continentale	274	31
Madagascar	14	2
Mascareignes	13	1
Comores ? (origine douteuse)	1	
AFRIQUE	302	34
Amérique centrale	78	5
Amérique du Sud	49	15
Cuba	1	1
AMÉRIQUE	128	21
Indes	14	3
Ceylan	5	1
Indochine Malaisie	12	4
Chine	1	1
ASIE	32	9
AUSTRALIE	1	1
TOTAL	463	64

1. *Raynal 6980*, Mpantié, lit de la Gambie, Sénégal.
2. *Adam 17961*, Niokolo Koba, Mpantié, Sénégal.
3. *Adam 17445*, Niokolo Koba, Warouli, Sénégal.
4. *Berhaut 868*, Niokolo Koba, Sénégal.
5. *Chevalier 682*, gué du chemin d'Odienné, Bougouni, Mali.
6. *Chevalier 65*, chutes de Billy près Kita, Mali.
7. *Jaeger 9577*, Mont Loma, Sierra Leone.
8. *Jacques-Félix 707*, Youkounkoun, lit du Kolountou, Guinée.
9. *Raynal 5120*, Sotuba, Est Bamako, Mali.
10. *Chudeau s.n.*, (8.4.1906), Poukoto, dans le Bakou, Mali.
11. *Wailly 5031*, Gao , rapides du Niger, Mali.
12. *Tixier s.n.*, rivière Tapoa, Niger.
13. *Barter 1530*, Baikie Niger Expedition, Nigeria ; type de *Tristicha hypnoides* var. *pulchella.*
14. *Fotius 2870*, 25 km SE de Bourrah, Cameroun.
15. *Letouzey 7280*, Roua, 20 km ENE Mokolo, Cameroun.
16. *Raynal 12592*, Séboré, 30 km SSW Guider, Cameroun.
17. *Bonny 13*, Méri, Cameroun.
18. *Le Testu 107*, rivière Eréfé, 10 km en amont de son confluent avec la Waramasi, RCA.
19. *Chevalier 6365*, chutes de la Nana, RCA.
20. *Chevalier s.n.*, Bangoran, RCA ; type de *Tristichopsis riccioides.*

21. *Schweinfurth 2854*, rivière Rohl, près Mvolo, Soudan.
22. *Thollon 1313*, chutes du Kouilou, Congo.
23. *Gossweiler 9628*, rivière Cuanza près Cambamba, Angola.
24. *West 3702*, fleuve Zambèze près de Sinekoma, Namibie.
25. *Drège 2991*, près de Calvinia, Afrique du Sud ; type de *Tristicha dregeana.*
26. *Thomas 1764*, monts Imatong, Ouganda.
27. *Fries 2892*, Embu, Kenya.
28. *Greenway & Kanuri 14613*, Iringa, Tanzanie.
29. *Germain 8849*, rivière Bima près Titule, Zaïre.
30. *West 2982*, rapides Mambova, fleuve Zambèze, Zambie.
31. *Guy & Ward 78*, Hluhluwe Falls (Natal), Afrique du Sud.
32. *Perrier 691*, rapides de l'Ikopa, Madagascar.
33. *Perrier 12963*, entre Betroka et Itrongay, Madagascar.
34. *Comerson s.n.*, Ile de France (La Réunion).
35. *Matuda 32106*, Cerro de San Antonio (Etat de Mexico), Mexique ; type de *Tristicha tlatlayana.*
36. *Liebmann s.n.*, rio de San Francisco, chutes Barranca, Mexique ; type de *Potamobryum concinnum.*
37. *Standley 9662*, Jinotega, Nicaragua.
38. *Wright s.n.*, Nicaragua Lake, Nicaragua.
39. *Pittier 892*, Aquacaliente, Costa Rica.
40. *Wright 3195*, Province de Pinar del Rio, Cuba.
41. *André K 2650*, Rio Dagua, Colombie.
42. *Husnot 1*, dans le Manzanarès près Santa Marta, Colombie.
43. *Staal s.n.*, Valencia, Vénézuéla.
44. *Drouet 2735*, Acude Acaragua (Prov. Ceara), Brésil.
45. *Gardner 1844*, Rio Salgado (Prov. Ceara), Brésil.
46. *Glaziou 22007*, Rio Bacalhao (Prov. Goyaz), Brésil.
47. *Glaziou 21996*, Rio Babylonia (Prov. Goyaz), Brésil.
48. *Glaziou 21999*, Rio Tocantin (Prov. Goyaz), Brésil.
49. *Glaziou 13137*, Rio Arassuahy (Prov. Minas Gerais), Brésil.
50. *Glaziou 13140*, Rio Negro (Prov. Rio de Janeiro), Brésil.
51. *Riedel 1093*, Rio Tiété (Prov. Sao Paulo), Brésil.
52. *Schwacke 5011*, Rio Itayahi (Prov. Santa Catarina), Brésil.
53. *Schroeder 705*, Rio Negro, Uruguay ; type d'*Heterotristicha schroederi.*
54. *Temman 936*, Demerara, Surinam.
55. *Sastre 620*, fleuve Approuague, saut Pararé, Guyane Française.
56. *E. Johnson s.n.*, près de Cochin (Kerala), Indes ; type d'*Indotristicha ramosissima.*
57. *Barber 2847*, Tambraparui river (Tamil Nadu), Indes ; type de *Lawia zeylanica* subsp. *malabarica.*
58. *Thwaites 3089*, Hakinda près de Peradenyia, Sri Lanka.
59. *Karthikeyan 40159*, Thulukamparai (Tamil Nadu), Indes ; type d'*Indotristicha tirunelveliana.*
60. *Kerr 11985*, Ban Krazê (Sang Sian), Thaïlande.
61. *Thorel 2731*, rivière Ubon, Thaïlande ; type de *Terniola diversifolia.*
62. *Harmand s.n.*, Bassin du Sé-Moun, Laos.
63. *Chao 2285*, rivière Ting, Lungmen (Prov. Fu Kien), Chine ; type de *Terniopsis sessilis.*
64. *Cusset 2406*, Katherine River (Northern Territory), Australie.

La méthode retenue est celle de l'analyse en composantes principales, considérée comme simple description commode de l'ensemble de nos populations. Les variables ont toutes été centrées — réduites, c'est-à-dire que leurs moyennes individuelles ont été ramenées à zéro et leurs variances à 1, ce qui revient à leur attribuer un poids identique. Malgré une certaine expérience des Podostémiflores, il ne nous a pas paru possible, sans une grande part d'arbitraire, de pondérer ces variables selon une importance attribuée *a priori.* Nous avons



Carte 1 : Distribution géographique des *Tristichaceae* et populations étudiées.

TABLEAU 2 : Critères utilisés dans les analyses en composantes principales.

ANALYSE n°	1	2	3	4	5
1 Nombre de pièces périanthaires	+				
2 Hauteur des pièces périanthaires	+	+	+	+	+
3 Hauteur de la jonction des pièces périanthaires	+	+	+	+	+
4 Largeur maximale des pièces périanthaires	+	+	+	+	+
5 Nombre d'étamines	+	+	+		+
6 Longueur des anthères	+	+	+	+	+
7 Largeur maximale des anthères	+	+	+	+	+
8 Longueur du filet des étamines	+	+	+	+	+
9 Hauteur de l'ovaire	+	+	+	+	+
10 Largeur maximale de l'ovaire	+	+	+	+	+
11 Longueur des stigmates	+	+	+	+	+
12 Largeur maximale des stigmates	+	+	+	+	+
13 Longueur du phyllome nervié le plus proche de la fleur (bractéoles exceptées).	+	+	+	+	+
14 Largeur maximale de ce phyllome	+	+	+	+	+

éliminé les variables redondantes (par exemple, nombre de sépales et nombre de loges de l'ovaire dont la corrélation est de -1), ce qui nous a conduit à conserver 14 variables descriptives dans une première analyse.

Nous avons, en effet, procédé à 5 analyses successives. La première concerne l'ensemble des populations. Dans la seconde nous avons pris en compte les *Tristichoideae* seules (13 variables pertinentes). Dans la troisième nous examinons l'ensemble des populations rapportables au genre *Tristicha* (13 variables) et dans les 2 dernières (12 et 13 variables) les *Tristicha* d'Afrique et d'Amérique respectivement.

Les critères utilisés sont indiqués dans le Tableau 2.

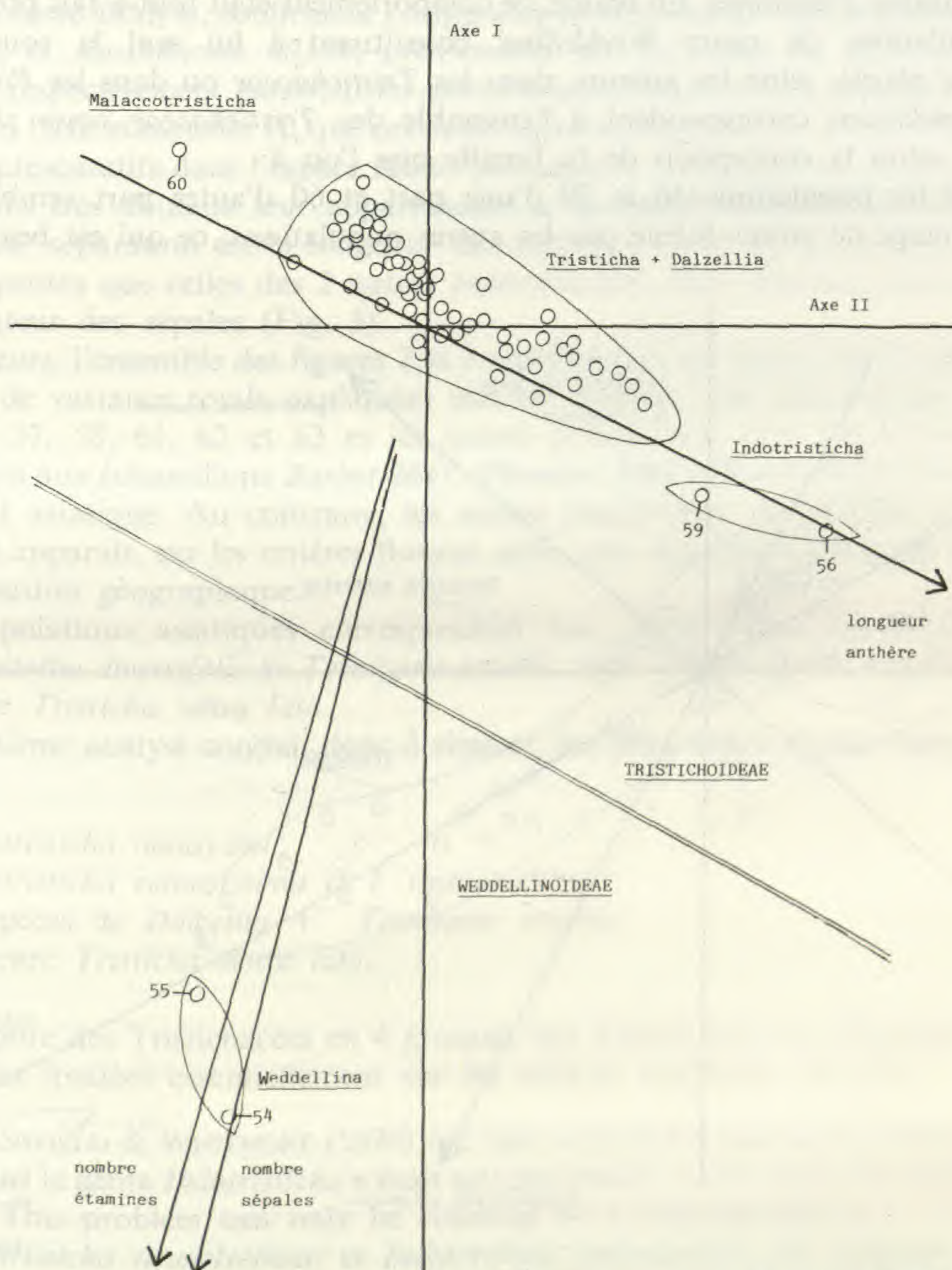


Fig. 1. — Analyse en composantes principales (= ACP) des Tristichacées étudiées. Le plan formé par les axes composites I et II suffit à montrer la nette différence entre *Weddellina* et les *Tristichoideae*.

II. ANALYSES

1. Toutes les populations de Tristichacées.

L'A.C.P. (= analyse en composantes principales) des 64 populations étudiées [1] donne des résultats intéressants même en espace réduit au premier plan bidimensionnel (Fig. 1). Les populations 54 et 55 s'écartent très nettement de l'ensemble des autres, sur les critères nombre de sépales et nombre d'étamines. En réalité, ce comportement était tout-à-fait prévisible, car il s'agit de populations du genre *Weddellina*, constituant à lui seul la sous-famille des *Weddellinoideae* placée, selon les auteurs, dans les *Tristichaceae* ou dans les *Podostemaceae*. Les autres populations correspondent à l'ensemble des *Tristichaceae sensu stricto* ou des *Tristichoideae*, selon la conception de la famille que l'on a.

Par contre les populations 56 et 59 d'une part et 60 d'autre part semblent s'écarter nettement du nuage de points formé par les autres populations, ce qui est beaucoup moins trivial.

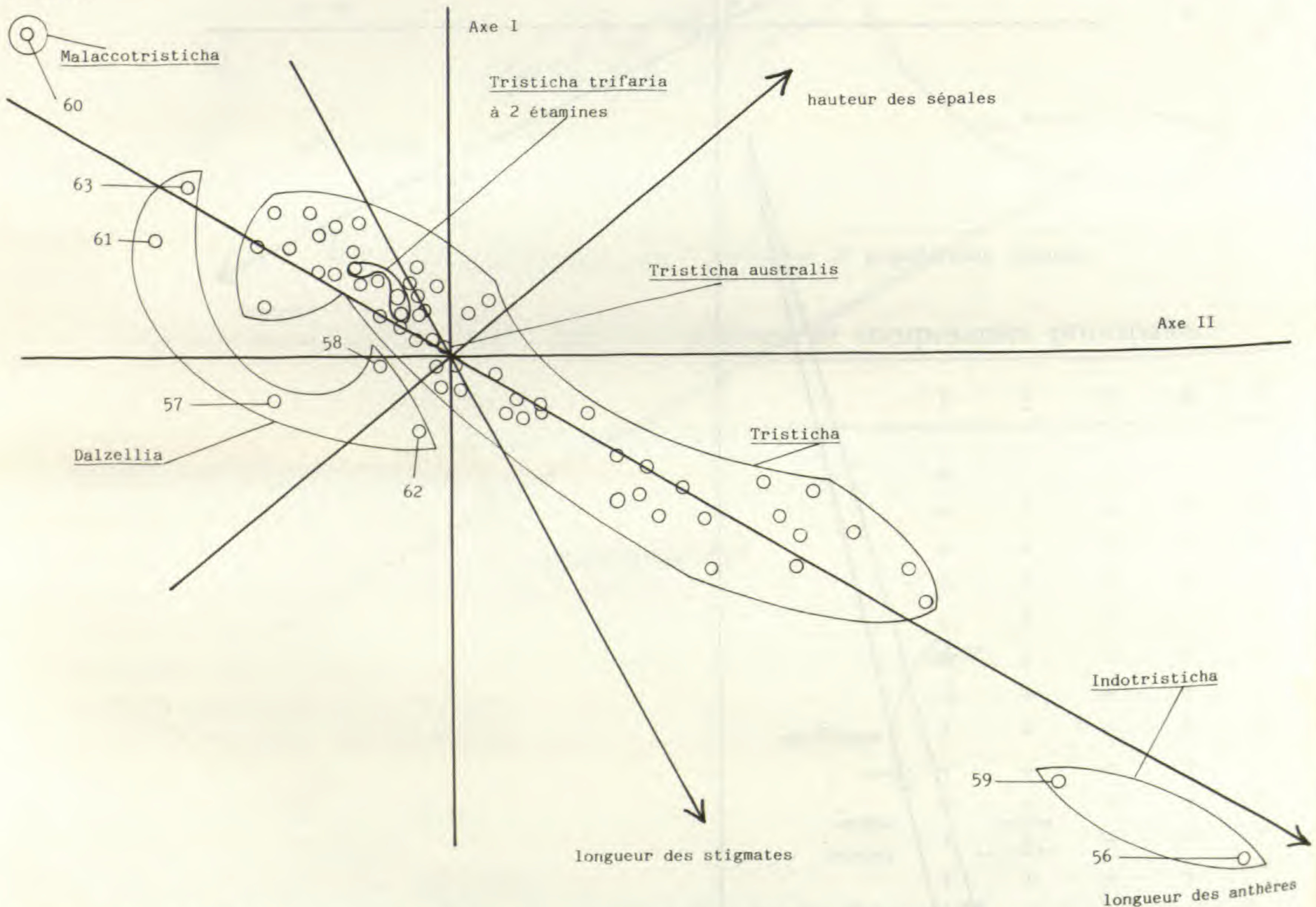


Fig. 2. — ACP des *Tristichoideae*. Plan des axes composites I et II. On notera la distance entre les populations 56 et 59 d'une part et 60 de l'autre.

1. Les coefficients de corrélation entre variables descriptives sont indiqués en annexe.

2. Les Tristichacées *sensu stricto.*

L'A.C.P. des 62 populations restant après l'élimination des populations 54 et 55 confirme la position particulière dans l'hyper-espace des populations 60 et 56 + 59. Les projections sur plans formés par les axes composites I et II (Fig. 2) et II et III (Fig. 3) le mettent bien en évidence. La population 60 (*Kerr 11985*) du sud de la Péninsule de Malacca correspond à *Indotristicha malayana* « in vegetative structure striklingly distinct » ; les critères floraux, seuls utilisés dans notre analyse, confirment l'originalité de cette espèce. Les populations 56 et 59 (*E. Johnson s.n.* et *Karthikeyan 40159*) proviennent du sud-ouest du subcontinent indien et représentent respectivement *Indotristicha ramosissima* et *Indotristicha tirunelveliana*. On notera, par rapport à l'axe composite II, que ces deux dernières populations sont à l'opposé du nuage de points représentatifs dans l'espace réduit par rapport à *Indotristicha malayana*, ce qui rend pour le moins très douteux leur appartenance à un genre commun. Le critère le plus net tendant à leur séparation est la longueur des anthères (celles de l'*I. malayana* sont environ 3 fois plus petites que celles des 2 autres *Indotristicha*), mais plusieurs autres interviennent, dont la hauteur des sépales (Fig. 3).

Par ailleurs, l'ensemble des figures 2 et 3 représentant un espace réduit aux trois premiers axes (76 % de variance totale expliquée) met en évidence une discontinuité nette entre les populations 57, 58, 61, 62 et 63 et les autres populations. Ces populations particulières correspondent aux échantillons *Barber 2847, Thwaites 3089, Thorel 2731* et *Harmand s.n.*, tous du continent asiatique. Au contraire, les autres populations ne proviennent jamais de ce continent. Il apparaît, sur les critères floraux seuls, une séparation identique à celle résultant de la localisation géographique.

Ces populations asiatiques correspondent aux espèces *Dalzellia ceylanica, Dalzellia carinata, Dalzellia diversifolia* et *Terniopsis sessilis*, alors que les autres populations représentent le genre *Tristicha sensu lato.*

La deuxième analyse conduit donc à séparer, sur des critères floraux uniquement, quatre ensembles :

— *Indotristicha malayana* ;
— *Indotristicha ramosissima* et *I. tirunelveliana* ;
— 3 espèces de *Dalzellia* + *Terniopsis sessilis* ;
— le genre *Tristicha sensu lato.*

La coupure des Tristichacées en 4 groupes suit d'assez près les délimitations génériques traditionnelles fondées essentiellement sur les critères végétatifs. En effet :

— Dransfield & Whitmore (1970) ont bien conscience que le placement de leur espèce *malayana* dans le genre *Indotristicha* n'était que provisoire: « one might be tempted to create a new genus. This problem can only be resolved by a monographer ».

— *Indotristicha tirunelveliana* et *Indotristicha ramosissima* ont toujours été considérés comme cogénériques.

— *Terniopsis sessilis* dont la publication a été totalement ignorée en Occident (ce genre ne figure ni dans l'Index Kewensis ni dans l'Index nominorum genericorum) a été défini par Chao

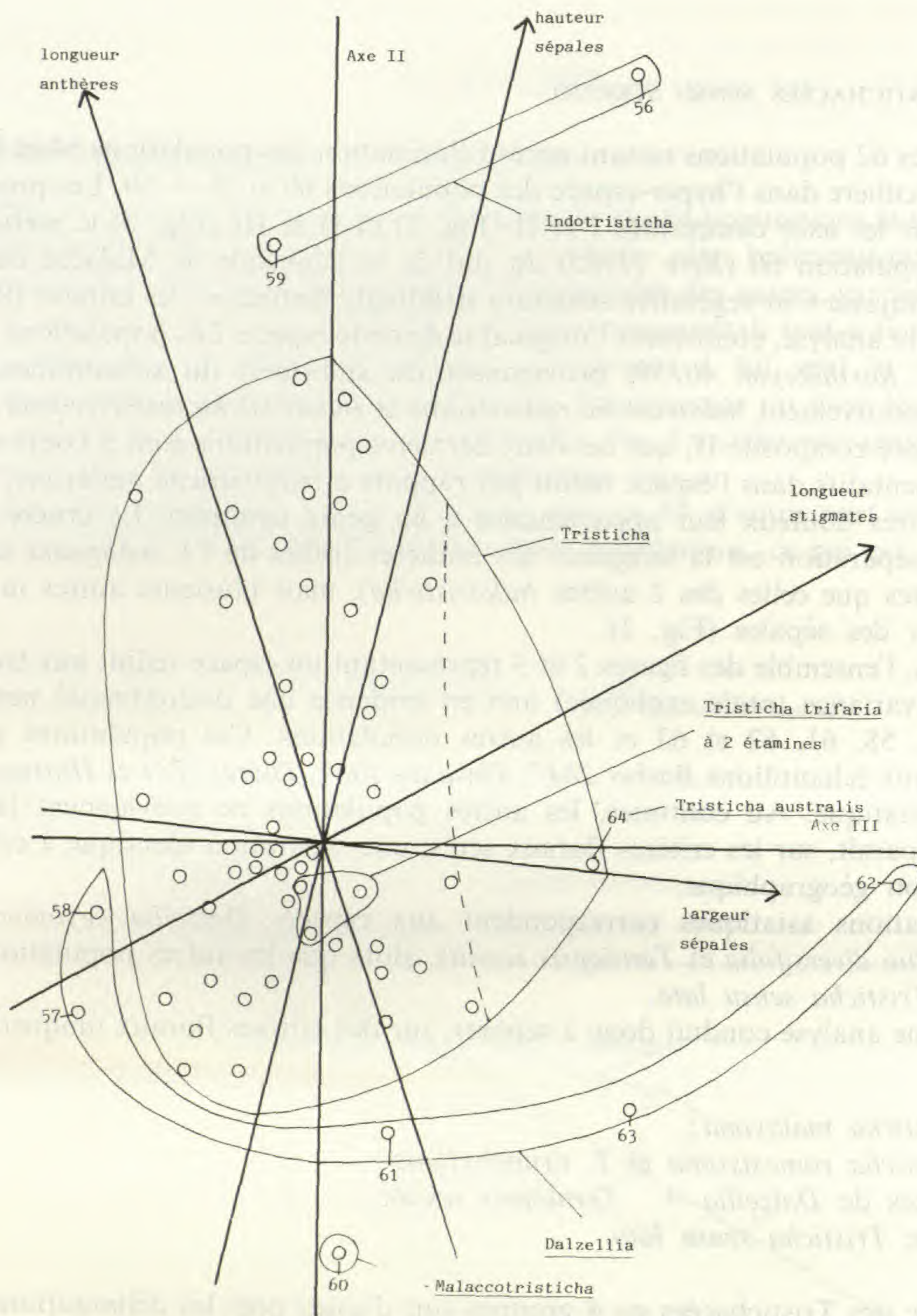


Fig. 3. — ACP des *Tristichoideae*. Plan des axes composites II et III. Explication dans le texte.

(1948) comme différent de *Terniola* (= *Dalzellia*) uniquement d'après la bibliographie et notamment d'après ENGLER (1930) dont la description de *Terniola* est notoirement erronée (BAKHUISEN VAN DEN BRINK, 1969).

Reste à examiner le problème des *Tristicha sensu lato*, où plusieurs genres ont été décrits, à très vaste répartition géographique (Amérique du Centre et du Sud, Afrique, Océan Indien, Australie).

3. Le genre *Tristicha sensu lato.*

Les projections sur les plans formés par les axes I et II, et II et III sont représentées figures 4 et 5.

La position isolée de la population 64 ressort immédiatement. Il s'agit de la récolte *Cusset 2406* dans l'une des 2 populations de *Tristichaceae* connues en Australie (Katherine Gorge et Alligator River). Les figures 4 et 5 montrent que les critères différentiels les plus nets sont le nombre d'étamines et la largeur des stigmates. H. Aston (1973) avait également reconnu ces 2 critères, de façon empirique, comme différenciant le mieux les populations australiennes « from overseas plants ». Elle en avait fait une population de *Tristicha trifaria* à 2 étamines, caractère la rapprochant des *Indotristicha*. En réalité l'ensemble des caractères floraux ne permet pas le rapprochement avec les *Indotristicha* (Fig. 2 et 3) (la présence ou l'absence d'une cupule les sépare nettement), et distingue fortement les *Tristicha* australiens des autres (Fig. 4 et 5). Il nous semble qu'il convient d'y voir une différence de niveau spécifique, l'existence de 2 étamines dans d'autres *Tristicha* étant un caractère exceptionnel d'individu et jamais un caractère de population, alors que les populations australiennes ont constamment 2 étamines avec exceptionnellement un individu à 3 étamines. De plus la position des 2 étamines n'est pas identique dans ces 2 cas (voir Fig. 2, *8, 10* de l'article suivant). Trois populations de la province de Goyaz (Brésil) ont assez souvent des individus à 2 étamines (populations 46, 47 et 48). Cependant, par leurs autres caractères floraux, elles s'écartent nettement du *Tristicha* australien (Fig. 3, 4 et 5). Il n'est pas sans intérêt de noter qu'elles sont proches du barycentre de l'ensemble des *Tristicha.*

Les populations 13, 20, 21 et 35, c'est-à-dire les exsiccata *Barter 1530, Chevalier s.n., Schweinfurth 2854* et *Matuda 32106* s'écartent assez nettement des autres populations (Fig. 5 notamment). Elles correspondent à la variété *pulchella* de *Tristicha hypnoides* pour les 3 premières et à *Tristicha tlatlayana* pour la dernière, autrement dit à une répartition géographique disjointe (Afrique soudanaise voire sahélienne et Mexique). En réalité ces deux groupes se distinguent très nettement sur des critères non pris en compte dans cette analyse, *T. tlatlayana* ayant notamment de véritables inflorescences sur un pédoncule commun à plusieurs fleurs et toutes ses feuilles étroitement linéaires, ce qui n'est pas le cas de *T. hypnoides* subsp. *pulchella.*

Cependant dans la deuxième analyse (Fig. 3) leurs points représentatifs ne sont pas ordonnés selon une configuration particulière et bien qu'assez marginaux, font nettement partie du nuage représentant, dans l'espace réduit, l'ensemble des *Tristicha.* Nous pensons qu'il n'y a pas lieu de voir dans cette relative discontinuité (Fig. 4 et 5) une coupure supérieure au niveau subspécifique.

Un des résultats les plus importants de cette troisième analyse ne saute pas immédiatement aux yeux : c'est l'impossibilité de séparer dans l'espace réduit aux 3 premiers axes (Fig. 4 et 5) et même aux 5 premiers (87,3 % de la variance alors expliqué) les populations américaines et africaines, malgaches ou des Mascareignes. Il faut remarquer que la contiguïté des points représentatifs des populations de ces zones géographiques est maximale près du barycentre de l'hyper-espace, c'est-à-dire près de l'origine des axes des divers espaces réduits. Autrement dit, plus une population est « moyenne » dans un continent donné, plus elle

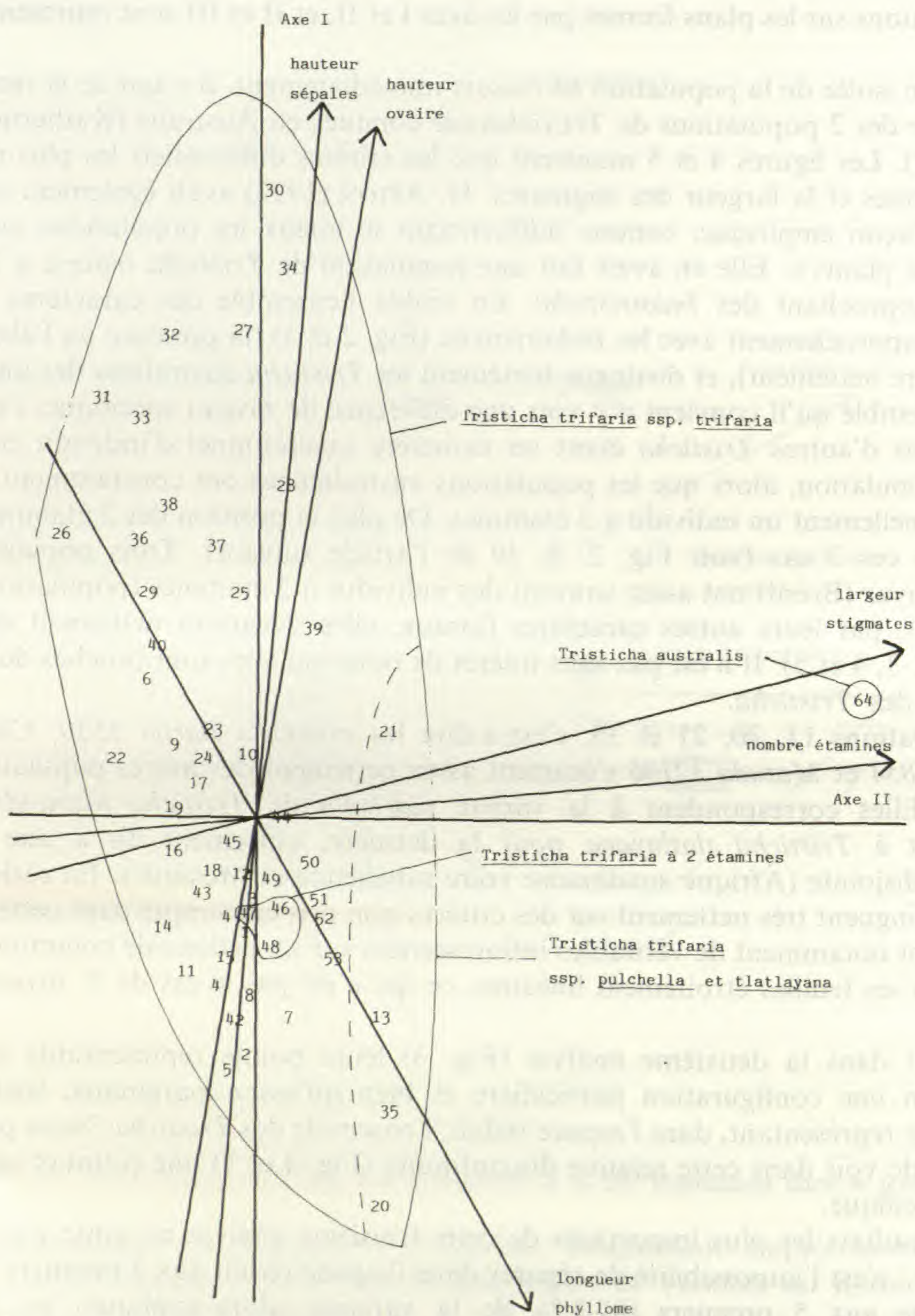


Fig. 4. — ACP du genre *Tristicha*. Plan des axes composites I et II. *Tristicha australis* se distingue nettement des autres populations.

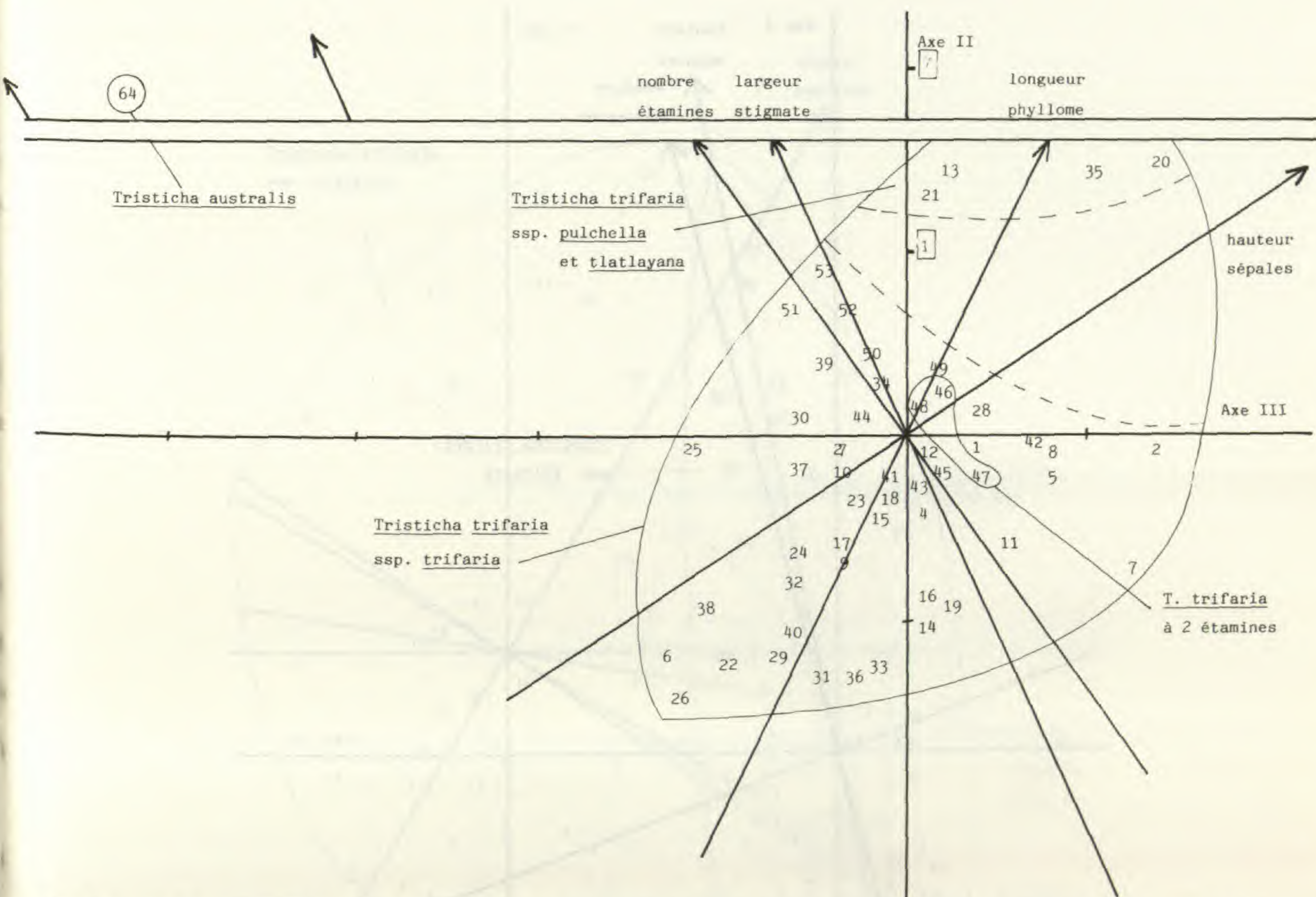


Fig. 5. — ACP du genre *Tristicha*. Plan des axes composites II et III. *Tristicha australis* se comporte très différemment des autres *Tristicha*, même de ceux à 2 étamines (populations 46, 47 et 48).

ressemble à son homologue de l'autre continent. On notera que la variabilité est un peu moins forte en Amérique qu'en Afrique, mais sans que cette différence soit spectaculaire.

Ces constatations posent évidemment le problème d'une éventuelle évolution parallèle dans ces deux continents et des rapports quant à l'évolution de populations actuellement séparées par l'Atlantique. Ce problème, lié à la distribution géographique et à l'évolution générale des Tristichacées, inclus celle de l'appareil végétatif, sera examiné dans un prochain article de cette série.

4. Le genre *Tristicha* en Afrique.

L'analyse suivante (Fig. 6 et 7) concerne les populations africaines et de l'Océan Indien répertoriées Carte 1. L'échantillonnage recouvre assez correctement l'aire de ce genre à l'exception de la population égyptienne. Cette dernière, en effet, n'a fait l'objet que d'une récolte ancienne (*Lister*, 1ère cataracte du Nil) comprenant seulement des plantes stériles, semblant d'eau profonde, et a disparu depuis l'édification du barrage d'Assouan qui a ennoyé le site. Elle confirme la position séparée des populations 13, 20 et 21, les critères 6, 8, 11 et 13

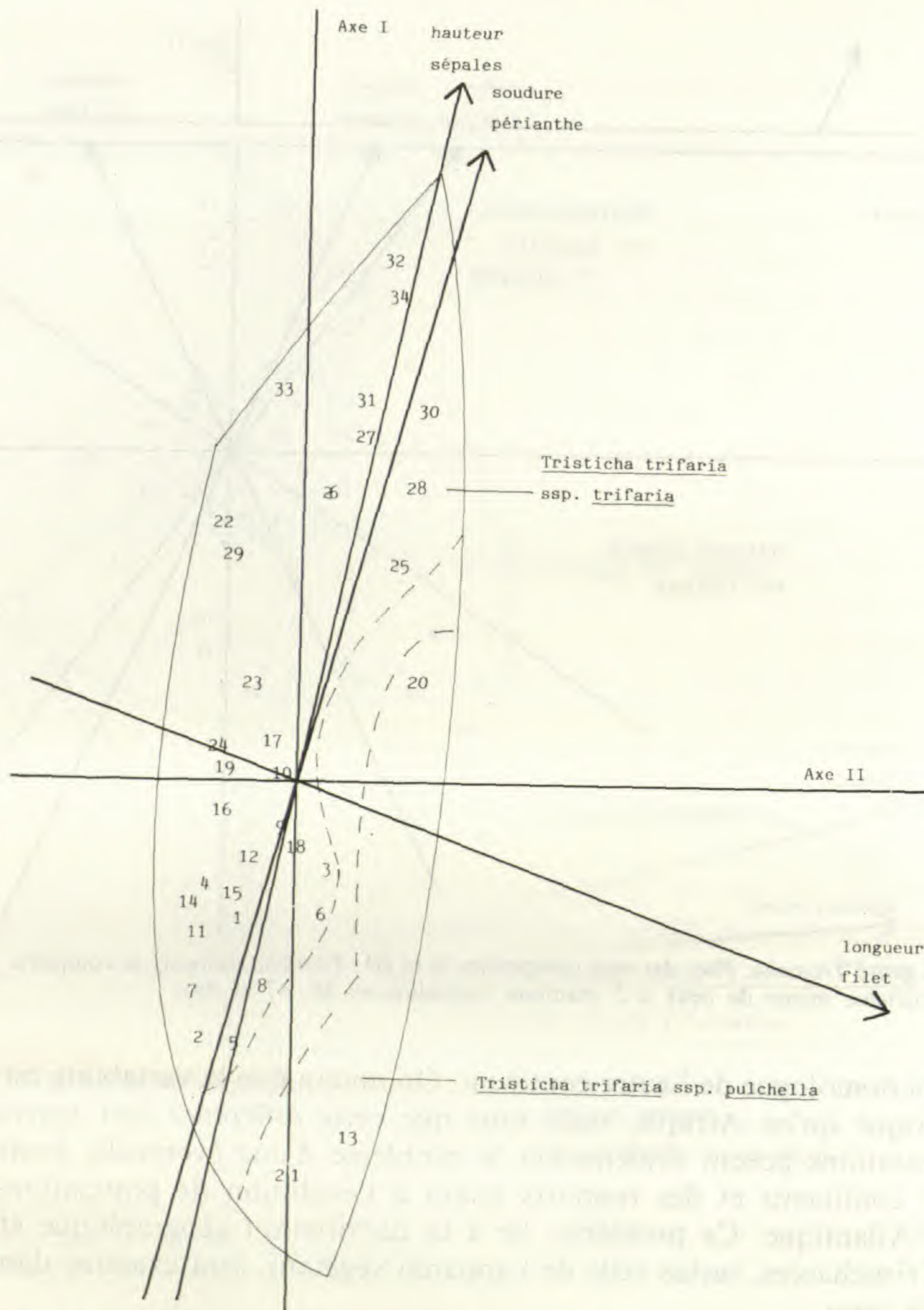


Fig. 6. — ACP des populations africaines du genre *Tristicha*. Plan des axes composites I et II.

semblant les plus discriminants. D'une façon générale, ils correspondent à une taille supérieure de la partie sexuée de la fleur par rapport à celle des autres populations, et à une longueur plus importante du phyllome nervié le plus proche de la fleur, caractère assez net pour avoir été noté dès 1860 par A. BRAUN qui avait fondé sur lui l'espèce *Tristicha heterophylla*. L'analyse précédente (Fig. 4 et 5), cependant, montre que la discontinuité entre l'ensemble des *Tristicha*

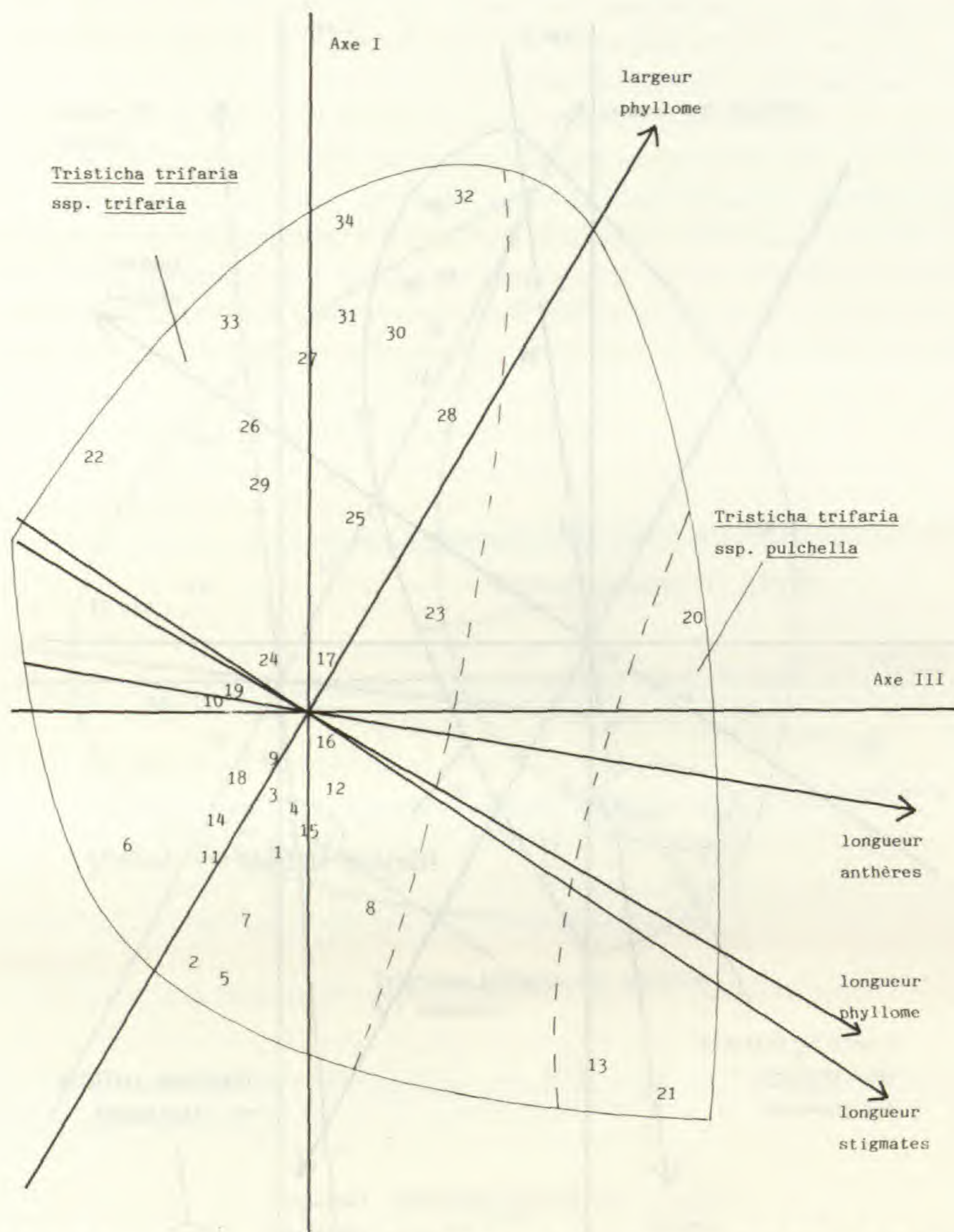


Fig. 7. — ACP des populations africaines du genre *Tristicha*. Plan des axes composites I et III. Les populations 13, 20 et 21 correspondent à la sous-espèce *pulchella*.

et « *Tristicha heterophylla* » est beaucoup moins importante que celle entre cet ensemble et la population australienne 64. Aussi ne lui accordons-nous qu'une valeur subspécifique.

Par ailleurs nous observons (Fig. 6 et 7) que la répartition dans l'espace réduit aux 3 premiers axes suit nettement la distribution géographique, non prise en compte dans cette analyse. Les valeurs les plus faibles par rapport à l'axe composite I, correspondant en grande partie à la taille du périanthe et de sa partie tubulaire, se rencontrent dans les populations au Nord de l'Equateur actuel et particulièrement en Afrique occidentale. Au contraire les populations 32, 33 et 34, de Madagascar et de La Réunion sont à leur opposite dans cet espace

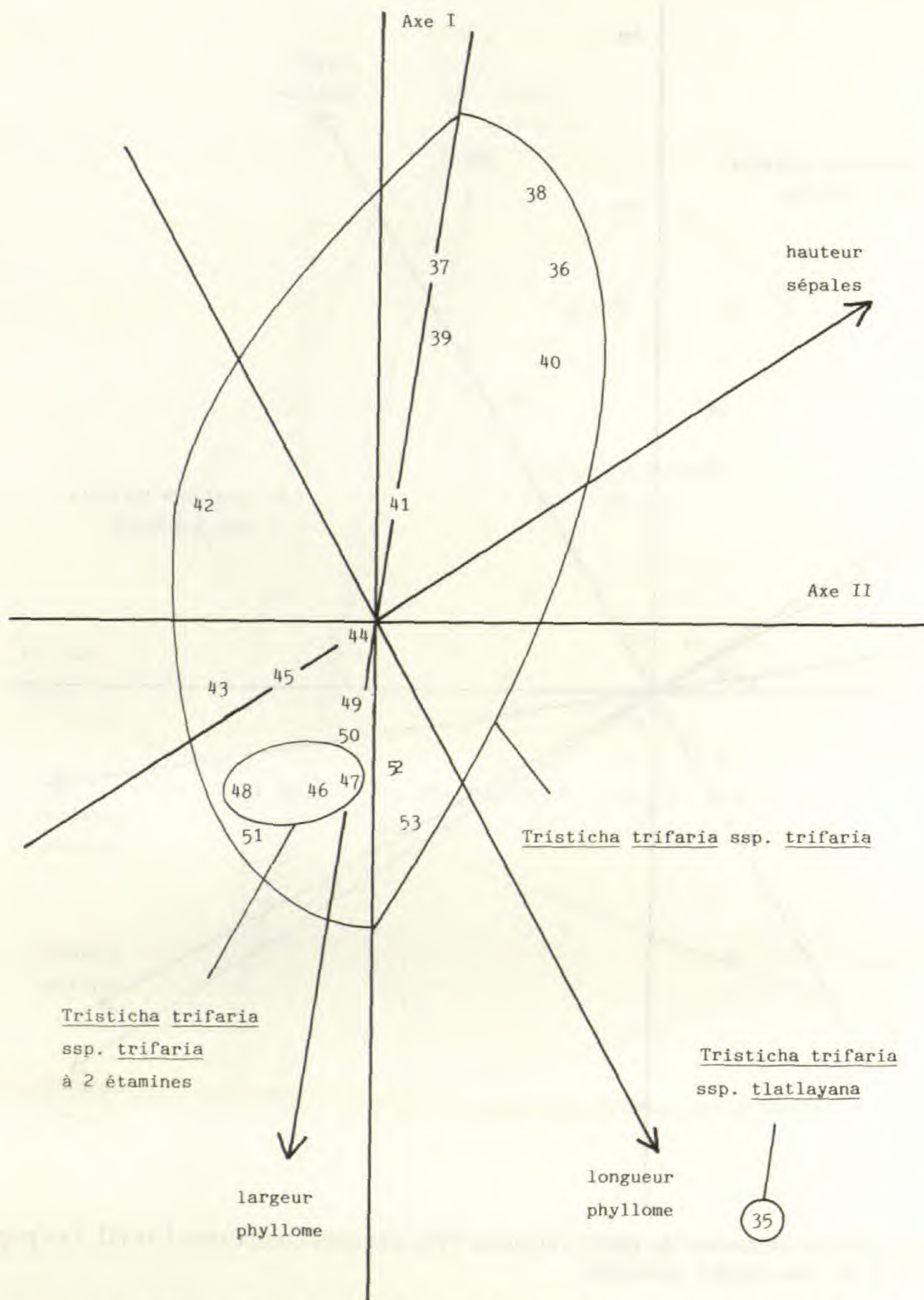


Fig. 8. — ACP des populations américaines du genre *Tristicha*. Plan des axes composites I et II. La population 35 est très éloignée des autres.

réduit et les points représentatifs des populations de l'Est, du Centre et du Sud de l'Afrique en position intermédiaire. On notera que la population 25, géographiquement isolée et correspondant au type de *Tristicha dregeana*, ne se distingue pas de ce dernier ensemble.

D'autre part les populations 13, 20 et 21 desquelles nous devons rapprocher les *Tristicha* d'Ethiopie et d'Egypte (étudiés mais non mesurés) se répartissent en petites taches à l'actuelle limite nord de l'aire africaine des *Tristicha*. Nous reviendrons sur ce point dans un prochain article de cette série.

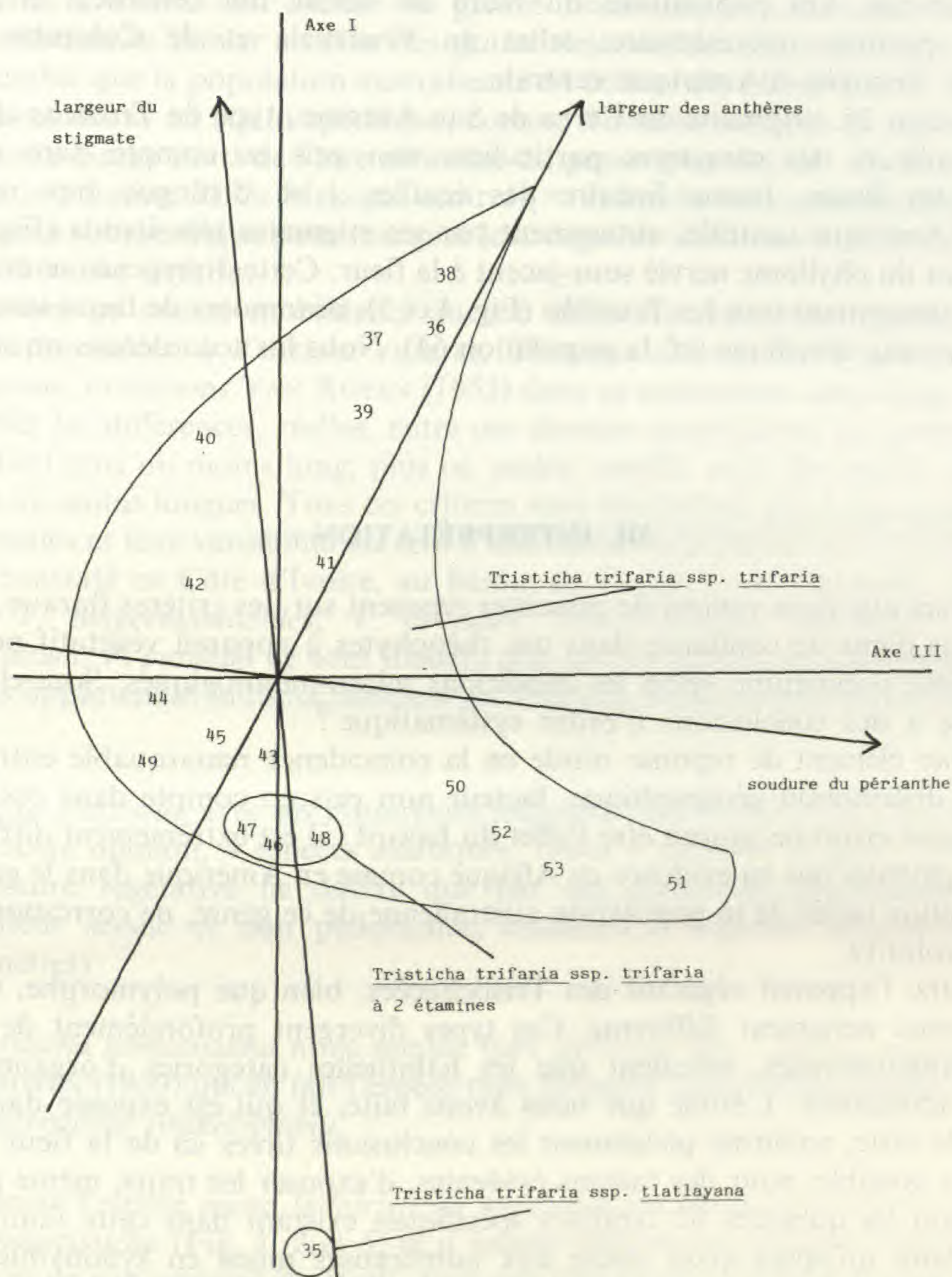


Fig. 9. — ACP des populations américaines du genre *Tristicha*. Plan des axes composites I et III. Comme dans la projection précédente, la population 35 se distingue nettement des autres.

5. Le genre *Tristicha* en Amérique.

L'analyse des populations américaines de *Tristicha* (Fig. 8 et 9) montre, comme dans le cas précédent, que la répartition en espace réduit aux 3 premiers axes correspond étroitement à la localisation géographique. Les *Tristicha* d'Amérique centrale, inclus l'isthme de Tehuantepec, sont représentés par des points opposés à ceux des populations du sud brésilien (Carte 1). La population 40, de l'extrémité ouest de Cuba, ne se distingue pas nettement de celles

d'Amérique centrale. Les populations du Nord du Brésil, du Vénézuéla et de Colombie occupent une position intermédiaire, celles du Vénézuéla et de Colombie ressemblant davantage aux *Tristicha* d'Amérique centrale.

La population 35, originaire du Cerro de San Antonio, type de *Tristicha tlatlayana*, qui présente par ailleurs des caractères particuliers non pris en compte dans cette analyse (groupement des fleurs, forme linéaire des écailles...) se distingue très nettement des populations d'Amérique centrale, notamment par ses stigmates très étroits (Fig. 9) et par la grande longueur du phyllome nervié sous-jacent à la fleur. Cette divergence se manifestait déjà dans l'analyse concernant tous les *Tristicha* (Fig. 4 et 5), néanmoins de façon insuffisante pour lui attribuer un rang spécifique (cf. la population 64). Nous lui accorderons un statut de sous-espèce.

III. INTERPRÉTATION

Les analyses que nous venons de présenter reposent sur des critères floraux, la fleur étant l'organe le plus digne de confiance dans des rhéophytes à appareil végétatif polymorphe au sein d'une même population, selon les conditions micro-mésologiques. Sont-elles suffisantes pour atteindre à des conclusions d'ordre systématique ?

Un premier élément de réponse réside en la coïncidence remarquable entre les résultats obtenus et la distribution géographique, facteur non pris en compte dans ces analyses. Un parallélisme aussi étroit ne saurait être l'effet du hasard ; il est extrêmement difficile de penser que les clines globaux mis en évidence en Afrique comme en Amérique dans le genre *Tristicha*, comme la position isolée de la population australienne de ce genre, ne correspondraient pas à une réalité évolutive.

Par ailleurs, l'appareil végétatif des Tristichacées, bien que polymorphe, comprend des types structuraux nettement différents. Ces types divergent profondément de l'architecture usuelle des Angiospermes, tellement que les habituelles catégories d'organes y sont très malaisément applicables. L'étude que nous avons faite, et qui est exposée dans le prochain article de cette série, confirme pleinement les conclusions tirées ici de la fleur seule. Il n'est cependant pas possible, pour des raisons évidentes, d'exposer les traits, même principaux, de plantes typifiant les quelques 82 binômes spécifiques existant dans cette famille et nous ne pourrons le faire qu'après avoir opéré aux nombreuses mises en synonymie nécessaires.

Aussi devons-nous indiquer ici quelle est notre opinion sur les délimitations génériques et spécifiques dans les Tristichacées, de façon nécessairement non appuyée sur la structure de l'appareil végétatif, en priant le lecteur éventuel de se reporter au prochain article pour les structures végétatives, et au suivant pour un examen de l'écologie et d'hypothèses vraisemblables sur l'évolution de cette famille.

Nous pensons qu'il convient de reconnaître 5 genres :

— *Weddellina* (avec une espèce) très nettement distinct des autres Tristichacées, suffisamment pour former à lui seul la sous-famille des *Weddellinoideae*, déjà reconnue comme section des *Tristicheae* par TULASNE (1852) et comme sous-famille des « *Podostemaceae sensu lato* » par ENGLER (1930).

— Le genre *Tristicha* doit inclure les genres *Potamobryon* Liebmann, *Tristichopsis* A. Chev. et *Heterotristicha* Tobler en plus des genres déjà mis en synonymie depuis longtemps.

Il nous semble que la population australienne 64 diffère très suffisamment des autres pour que nous lui accordions un statut spécifique, comme *Tristicha australis sp. nov.* Par contre les populations de la marge nord de l'aire africaine du genre (populations 13, 20 et 21 analysées ici), comme la population 35 du Mexique central (= *Tristicha tlatlayana* Matuda) ne peuvent avoir qu'un statut subspécifique pour marquer leur degré de différence avec les autres, et sont à ranger dans *Tristicha trifaria.*

Nous n'avons pu mettre en évidence aucune différence réellement significative entre les populations rapportables à *Tristicha trifaria, Tristicha alternifolia, Tristicha hypnoides* et *Tristicha dregeana*, et suivons VAN ROYEN (1953) dans sa conception assez large de l'espèce *T. trifaria.* En effet les différences, réelles, entre ces diverses populations ne portent que sur un appareil végétatif plus ou moins long, plus ou moins ramifié, avec des écailles plus ou moins larges ou plus ou moins longues. Tous ces critères sont étroitement liés à des conditions micro-écologiques locales et leur variabilité au sein d'une même population est considérable comme nous l'avons constaté en Côte d'Ivoire, au Bénin, au Congo et en Australie. Les espèces *T. fontinaloides, T. jungermannioides, T. bryoides, Heterotristicha schroederi, Potamobryon concinum, P. laxum, P. patulum* ne sont fondées que sur des plantes un peu marginales au sein de populations appartenant indiscutablement au *Tristicha trifaria sensu lato* et ne peuvent être conservées.

— Le genre *Dalzellia*, avec ses synonymes purement nomenclaturaux (BAKHUISEN, 1969), comprend, à notre opinion, 4 espèces asiatiques. Nous y incluons le genre *Terniopsis* Chao dont l'architecture végétative ne diffère que par des caractères spécifiques des *Dalzellia* indochinois (fleur sessile et non pédonculée, étamines à anthères nettement sagittées et 2 bractéoles nettes).

— Le *Tristicha ramosissima* nous semble bien différent des 2 genres précédents et nous suivons VAN ROYEN (1959) qui en fait l'espèce-type du genre *Indotristicha* auquel il convient de rapporter *Indotristicha tirunelveliana.*

— Par contre l'espèce naine *Indotristicha malayana* est, quantitativement, très différente des 2 autres *Indotristicha* (Fig. 1, 2 et 5) et il semble difficile de la laisser dans ce genre. Les nettes différences de son appareil végétatif, ainsi que l'indiquent d'ailleurs ses auteurs, jointes à des différences florales, nous conduisent à y voir un genre nouveau, *Malaccotristicha*, ainsi nommé parce que caractérisant la péninsule de Malacca.

Le *Tristicha phascoides* n'est autre que *Crassula closiana* (Gay) Reiche ainsi que REIMERS l'a montré en 1936. Par contre, 2 récoltes de l'Herbier du Muséum de Prague ont été nommées par PRESL « *Tristicha bifaria*» et « *Tristicha fontinaloides* ». L'examen de ces exsiccata, avec l'aide bienveillante de Madame JOVET, nous a prouvé qu'il s'agit en réalité de 2 *Frullania* (Hépatiques) et que les « fleurs » vues par PRESL ne sont autres que des capsules du type habituel des Jungermanniales acrogynes.

Nous comprenons donc la famille des *Tristichaceae* comme formée de 5 genres regroupant

10 espèces, avec *Tristicha trifaria* découpé en 3 sous-espèces, selon le synopsis suivant, que nous avons fait précéder d'une clé pratique de détermination, fondée non sur les meilleurs critères théoriques, mais sur les plus facilement visibles.

Clé pratique des Tristichacées

1. — 5 sépales ; au moins 5 étamines ; ovaire à 2 loges ; plante du massif des Guyanes .... *Weddellina squamulosa*
— 3 sépales ; 3 étamines au plus ; ovaire à 3 loges 2
2. — Cupule à la base du pédicelle floral 3
— Pas de cupule 5
3. — Cupule formée par une invagination du thalle portant des écailles libres ; plantes de l'Inde et de Ceylan .... *Dalzellia ceylanica*
— Cupule formée seulement par la soudure de quelques écailles ; plantes de l'Inde 4
4. — Pédicelle floral non ramifié, dépourvu de bractéoles ; stigmates aussi larges que longs, papilleux .... *Indotristicha tirunelveliana*
— Pédicelle floral semblant ramifié en dessous de la cupule d'écailles soudées (en réalité, 2 bractéoles sous forme de ramuli) ; stigmates beaucoup plus longs que larges, velus .... *Indotristicha ramosissima*
5. — Pas de bractéole 6
— 2 bractéoles 7
6. — « Rameaux stériles » (= ramuli) couverts d'écailles ovales densément imbriquées .... *Dalzellia diversifolia*
— « Rameaux stériles » (= ramuli) portant de très petites écailles triangulaires, éloignées les unes des autres .... *Dalzellia carinata*
7. — Fleur sessile à l'anthèse ; 2 ou 3 étamines à anthères nettement sagittées à leur base ; plantes de Chine .... *Dalzellia sessilis*
— Fleur nettement pédonculée à l'anthèse 8
8. — 3 étamines à anthères arrondies à leur base, dépassant nettement le périanthe ; rameau floral < 0,5 cm ; plante de Malaisie .... *Malaccotristicha malayana*
— 1 ou 2 étamines (exceptionnellement 3 rencontrées une fois dans une population australienne), à anthères non sagittées et non exsertes 9
9. — 2 étamines (exceptionnellement 3) ; écailles avec une nervure médiane très marquée (renflement net à leur face supérieure) ; rameau floral d'environ 1 cm ; plante d'Australie. *Tristicha australis*
— 1 étamine (exceptionnellement 2) ; écailles avec une nervure médiane très peu marquée et non visible à la face supérieure ; plantes non australiennes .... *Tristicha trifaria*... 10
10. — Ecailles toutes linéaires-oblongues ; fleurs groupées par 3-4 avec leurs pédicelles insérés sur un pédoncule commun ; plantes du Mexique .... *T. trifaria* subsp. *tlatlayana*
— Non ainsi 11
11. — A la base du pédicelle unique (fleurs solitaires) une écaille linéaire distale 2 à 5 fois plus longue que les autres ; plantes africaines .... *T. trifaria* subsp. *pulchella*
— Fleurs solitaires ; écailles toutes semblables, ou celles de la base des rameaux plus courtes que celles du sommet, avec une transition graduelle de forme ; plantes pantropicales .... *T. trifaria* subsp. *trifaria*

SYNOPSIS TRISTICHACEARUM

TRISTICHACEAE J. C. Willis

J. Linn. Soc., Bot. 43 : 49 (1914).
Podostemaceae (vel var. orthogr. incorr. Podostemonaceae) auct. mult. p.p., non L. C. Richard ex C. A. Agardh.

Subfam. WEDDELLINOIDEAE (Engler) C. & G. Cusset, *comb. nov.*

Podostemonaceae subfam. *Weddellinoideae* ENGL., Nat. Pflanzenfam., ed. 2, 18a : 28, 31 (1928)[1].
Podostemaceae trib. *Androgynae* TUL. subtrib. *Chlamydeae* TUL. « sect. » *Bicarpiae* TUL., Ann. Sci. Nat. Bot., ser. 3, 11 : 113 (1849).

WEDDELLINA Tulasne

Ann. Sci. Nat. Bot., ser. 3, 11 : 113 (1849).

Weddellina squamulosa Tulasne

Ann. Sci. Nat. Bot., ser. 3, 11 : 113 (1849). Type : *Schomburgk 433*, Guyana (holo-, P! ; iso-, K).
Weddellina uaupensis BENTH. *in* BENTH. & HOOK. f., Gen. Pl. 3 : 109 (1880). Type : *Spruce 2752* (holo-, K ; iso-, P).
— *W. squamulosa* TUL. fa. *uaupensis* (BENTH.) VAN ROYEN, Acta Bot. Neerl. 2 (1) : 9 (1953).

Subfam. TRISTICHOIDEAE

Podostemaceae trib. *Androgynae* TUL. subtrib. *Chlamydeae* TUL. « sect. » *Tricarpiae* TUL., Ann. Sci. Nat. Bot., ser. 3, 11 : 111 (1849).

TRISTICHA Du Petit Thouars

Nov. Gen. Madagasc. 3 (nov. 1806) ; A. CHEV., Fl. Viv. Afr. Occ. Franç. 1 : 289 (1938) « *Tristichia* » ; CHAO, Inst. Bot. Nation. Ac. Peiping 6 (1) : 2 (1948) « *Tristichia* ».
Dufourea BORY *in* WILLD., Sp. Pl. 5 : 55 (1810), *non* ACHARIUS (1809 ; *Lichenes*) *nec* KUNTH (1819 ; *Convolvulaceae*) *nec* GRENIER (1827 ; *Caryophyllaceae*).
Philocrena BONG., Mém. Acad. Sci. St-Petersb., ser. 6, Sci. Math., Seconde Pt. Sci. 1 : 80 (1835) ; TUL. *in* MART., Fl. Bras. 4 (1) : 271 (1841) « *Philocrene* ».
Potamobryon LIEBM., Forh. Skand. Naturf. 5 : 513 (1849).
Heterotristicha TOBLER, Revista Sudamer. Bot. 10 : 103 (1953).
Podostemum auct. *non* MICHX. : PRESL, Abh. Königl. Böhm. Ges. Wiss., ser. 5, 3 : 579 (1845).
Cryptocarpa TAYL. ex TUL., Arch. Mus. Paris 6 : 180 (1852), *pro syn.* ; VAN ROYEN, Acta Bot. Neerl. 2 (1) : 5 (1953) « *Cryptocarya* » *(non* R. BR. 1810, *Lauraceae*), *pro syn.*
Tristichopsis A. CHEV., Fl. Viv. Afr. Occ. Franç. 1 : 291 (1938), *descr. gall. solum.*

ESPÈCE-TYPE : *Tristicha alternifolia* (Willd.) Spreng. (lecto-, choisi par NASH, N. Amer. Fl. 22 : 3, 1905) = *T. trifaria* (Bory ex Willd.) Spreng.

1. Les familles révisées par ENGLER dans ce volume de la deuxième édition des Pflanzenfamilien sont parues dans un tiré à part en 1928 (DIELS, Bot. Jahrb. Syst. 64 : 56, 1931).

Tristicha trifaria (Bory ex Willd.) Sprengel

Syst. Veget., ed. 16, 1 : 22 (1824) ; Tul., Ann. Sci. Nat. Bot., ser. 3, 11 : 111 (1849). Type : *Bory de St Vincent s.n.*, île Maurice (holo-, P).

subsp. **trifaria**

Dufourea trifaria Bory ex Willd., Sp. Pl. 5 : 55 (1810) ; Ges. Naturf. Freunde Berlin Mag. Neuesten Entdeck. Gesamten Naturk. 6 : 63 (1814).
— *Dufourea boryi* A. Rich., Dict. Class. Hist. Nat. 5 : 636 (1824), *nom. illeg.*
— *Cryptocarpa tristicha* Tayl. ex Tul., Arch. Mus. Paris 6 : 180 (1852), *pro syn.*
— *Tristicha hypnoides* Spreng. fa. *trifaria* (Willd.) Engl., Bot. Jahrb. Syst. 60 : 455 (1926).

Dufourea alternifolia Willd., Ges. Naturf. Freunde Berlin Mag. Neuesten Entdeck. Gesamten Naturk. 6 : 64 (1814). Type : *Du Petit Thouars s.n.*, Est Madagascar (holo-, B-W ; iso-, P).
— *Tristicha alternifolia* Thouars ex Willd., *l.c.*, *pro syn.* ; (Willd.) Spreng., Syst. Veg., ed. 16, 1 : 22 (1824).

Dufourea thouarsii A. Rich., Dict. Class. Hist. Nat. 5 : 636 (1824). Type : *Du Petit Thouars s.n.*, Est Madagascar (holo-, P ; iso-, B-W).

Dufourea hypnoides St. Hil. ex A. Rich., Dict. Class. Hist. Nat. 5 : 637 (1824) ; St. Hil., Mém. Mus. Hist. Nat. Paris 10 : 472 (1824). Type : *St. Hilaire 819*, Brésil (holo-, P).
— *Tristicha hypnoides* (A. Rich.) Spreng., Syst. Veg., ed. 16, 4 (2) : 10 (1827).
— *Tristicha hypnoides* (A. Rich.) Spreng. var. α *hilarii* Tul., Ann. Sci. Nat. Bot., ser. 3, 11 : 112 (1849), *nom. illeg.* = var. *hypnoides.*
— *Tristicha hypnoides* (A. Rich.) Spreng. var. α *major* Tul., *l.c.* : 112 (1849), *nom. alt. illeg.* = var. *hypnoides.*
— *Tristicha trifaria* (Willd.) Spreng. var. *b. hypnoides* (A. Rich.) Chiov., Malpighia 34 : 40 (1937).

Philocrena pusilla Bong., Mém. Acad. Imp. Sci. St-Petersb., ser. 6, Sci. Math., Seconde Pt. Sci. 1 : 81 (1835) ; Tul. *in* Mart., Fl. Bras. 4 (1) : 271 (1841) « *Philocrene* ». Type : *Riedel s.n.*, Brésil (holo-, K).
— *Tristicha philocrena* Steud., Nomencl. Bot., ed. 2, 2 : 715 (1841), *nom. illeg.*

Tristicha bryoides Gardn., Calcutta J. Nat. Hist. 7 : 178 (1847). Type : *Gardner 1844*, Brésil (holo-, K ; iso-, P).

Tristicha dregeana Tul., Ann. Sci. Nat. Bot., ser. 3, 11 : 111 (1849). Type : *Drège 2991* (iso-, P).
— *Podostemum dregeanum* Presl, Abh. Königl. Böhm. Ges. Wiss., ser. 5, 3 : 579 (1845), *nom. nud.*
— *Tristicha hypnoides* (A. Rich.) Spreng. var. δ *dregeana* (Tul.) Wedd. *in* DC., Prodr. 17 : 45 (1873).
— *Tristicha alternifolia* (Willd.) Spreng. var. *dregeana* (Tul.) Warm., Kongel Danske Vidensk. Selsk. Naturvidensk. Math. Afd., ser. 6, 9 : 35 (1901).
— *Tristicha alternifolia* (Willd.) Spreng. fa. *dregeana* (Tul.) Engl., Bot. Jahrb. Syst. 60 : 456 (1926).

Tristicha hypnoides (A. Rich.) Spreng. var. β *microcarpa* Tul., Ann. Sci. Nat. Bot., ser. 3, 11 : 112 (1849). Type *Schomburg 431* (holo-, P ; iso-, G-Del, L) ; *fide* Tul., Arch. Mus. Paris 6 : 188 (1852).

Potamobryon concinnum Liebm., Forh. Skand. Naturf. 5 : 512 (1849). Type : *Liebmann s.n.*, Mexique (holo-, C).
— *Tristicha concinna* (Liebm.) I. M. Johnston, Sargentia 8 : 130 (1949) « *Tristichia* ».

Potamobryon laxum Liebm., *l.c.* : 514 (1849). Type : *Liebmann s.n.*, Mexique (holo-, C), *non praecedens.*

Potamobryon patulum Liebm., *l.c.* : 515 (1849). Type : *Liebmann s.n.*, Mexique (holo-, C), *non praecedentes.*

Tristicha hypnoides (A. Rich.) Spreng. var. γ *fontinaloides* Wedd. *in* DC., Prodr. 17 : 44 (1873). Type : *Welwitsch 527* (holo-, P).
— *Tristicha fontinaloides* Welw. ex Wedd., *l.c.* : 44 (1873), *pro syn.*
— *Tristicha hypnoides* (A. Rich.) Spreng. fa. *fontinaloides* Wedd. ex Warm., Kongel. Danske Vidensk. Selsk. Naturvidensk. Math. Afd., ser. 6, 9 : 28 (1901), *pro syn.*

— *Tristicha fontinaloides* (WEDD.) VAN ROYEN, Acta Bot. Neerl. 2 (1) : 5 (1953).
Tristicha alternifolia (WILLD.) SPRENG. fa. *sambesiaca* ENGL., Bot. Jahrb. Syst. 60 : 456 (1926). Type : *Engler 2947b*, Tanzanie, en mélange avec *Ledermanniella tenax* (C. H. WRIGHT) C. CUSSET (holo-, B).
Heterotristicha schroederi TOBLER, Revista Sudamer. Bot. 10 : 104 (1953). Type : *Schroeder 705*, Uruguay (holo-, C).
Tristicha jungermannioides WELW. ex WARM., *l.c.* : 28 (1901), *pro syn. Welwitsch 528* (P).
Tristicha sp. nov. WILLIS, J. Linn. Soc., Bot. 43 : 53 (1914). *Willis s.n.*, Brésil (K).
Tristicha luanda BEZUIDENHOUT, Pollen et Spores 6 : 476 (1964), *nomen. VSNM 1550221*, Mabubar (PRE).

subsp. **pulchella** (Weddell) C. & G. Cusset, *comb. et stat. nov.*

Tristicha hypnoides (A. RICH.) SPRENG. var. β *pulchella* WEDD. *in* DC., Prodr. 17 : 45 (1873). Type : *Barter 1530* (holo-, K ; iso-, C, L, P, U).
— *Tristicha alternifolia* (WILLD.) SPRENG. var. *pulchella* (WEDD.) WARM., Kongel Danske Vidensk. Selsk. Naturvidensk. Math. Afd., ser. 6, 9 : 36 (1901).
— *Tristicha alternifolia* (WILLD.) SPRENG. fa. *pulchella* (WEDD.) ENGL., Bot. Jahrb. Syst. 60 : 455 (1926).
— *Tristicha heterophylla* A. BR. ex WARM., Kongel Danske Vidensk. Selsk. Naturvidensk. Math. Afd., ser. 6, 9 : 36 (1901), *pro syn.*
Tristicha trifaria (WILLD.) SPRENG. var. *b. hypnoides* auct. *non* (A. RICH.) CHIOV. : CHIOV., Malpighia 34 : 40 (1937), *p.p. quoad Tadschdjian 361*, Ethiopie (en mélange avec *Rotala repens* Hoehne).
Tristichopsis riccioides A. CHEV., Fl. Viv. Afr. Occ. Franç. 1 : 291 (1938), *descr. gall. solum. Chevalier s.n.*, Centrafrique (P).

subsp. **tlatlayana** (Matuda) C. & G. Cusset, *comb. et stat. nov.*

Tristicha tlatlayana MATUDA, Ann. Inst. Biol. Mexico 27 : 360 (1957). Type : *Matuda 32106* (holo-, MEXU).

Tristicha australis C. & G. Cusset, *sp. nov.*

Tristicha trifaria auct. *non* (WILLD.) SPRENG. : ASTON, Aquat. Pl. Australia : 148 (1973), *pro minima parte.*

A. Tristicha trifaria (Willd.) Spreng. *foliorum nervo crasso supra distincte convexo et flore saltem 2 staminibus munito statim recidit.*

TYPE : *Byrnes 2343*, Australie (holo-, MEL).

DALZELLIA Wight

Icon. Pl. Ind. Or. 5 (2) : 34 (jan. 1852) ; *non* ENGL., Nat. Pflanzenfam., ed. 2, 18a : 32 (1928).
— *Lawia* GRIFFITH ex TUL., Ann. Sci. Nat. Bot., ser. 3, 11 : 112 (1849), *non* WIGHT (1846, *Rubiaceae*).
— *Tulasnea* WIGHT, Icon. Pl. Ind. Or. 5 (2) : 35, *tab. 1919* (jan. 1852) *pro syn.*, *non* NAUDIN (1844, *Melastomataceae*).
— *Terniola* TUL., Arch. Mus. Hist. Nat. Paris 6 : 189, *tab. 13* (post jan. 1852), *nom. illeg.*

— *Mnianthus* WALP., Ann. Bot. Syst. 3 : 443 (1853), *nom. illeg.*
Terniopsis CHAO, Contr. Inst. Bot. Nation. Acad. Peiping 6 (1) : 2 (1948), *syn. nov.*
Tristicha auct. *non* THOUARS : GARDNER, Calcutta J. Nat. Hist. 7 : 177 (1846), *pro minima parte.*

ESPÈCE-TYPE : *Dalzellia ceylanica* (Gardn.) Wight.

Dalzellia ceylanica (Gardner) Wight

Icon. Pl. Ind. Or. 5 (2) : 35 (1852) « *zeylanica* ».
Tristicha ceylanica GARDN., Calcutta J. Nat. Hist. 7 : 177 (1846). Type : *Gardner s.n.*, Sri Lanka (holo-, K).
— *Lawia zeylanica* (GARDN.) TUL., Ann. Sci. Nat. Bot., ser. 3, 11 : 112 (1849).
— *Tulasnea ceylanica* (GARDN.) WIGHT, Icon. Pl. Ind. Or. 5 (2) : *tab. 1919* (1852), *pro syn.*
— *Terniola zeylanica* (GARDN.) TUL., Arch. Mus. Hist. Nat. Paris 6 : 190 (1852).
— *Mnianthus zeylanicus* (GARDN.) WALP., Ann. Bot. Syst. 3 : 443 (1853).
— *Lawia zeylanica* (GARDN.) TUL. var. *gardneriana* WILLIS, Ann. Roy. Bot. Gard. Peradeniya 1 (3) : 214 (1902), *nom. illeg.*
Lawia pulchella TUL., Ann. Sci. Nat. Bot., ser. 3, 11 : 113 (1849). Type : *Law s.n. (paquet n° 2)*, Indes (holo-, K).
— *Terniola pulchella* (TUL.) TUL., Arch. Mus. Hist. Nat. Paris 6 : 192 (1852).
— *Mnianthus pulchellus* (TUL.) WALP., Ann. Bot. Syst. 3 : 443 (1853).
Lawia longipes TUL., Ann. Sci. Nat. Bot., ser. 3, 11 : 113 (1849). Type : *Law s.n. (paquet n° 1)*, Indes (holo-, K).
— *Terniola longipes* (TUL.) TUL., Arch. Mus. Hist. Nat. Paris 6 : 193 (1852).
— *Mnianthus longipes* (TUL.) WALP., Ann. Bot. Syst. 3 : 443 (1853).
Dalzellia foliosa WIGHT, Icon. Pl. Ind. Or. 5 (2) : 35 (1852). Type : *Law s.n.*
— *Tulasnea foliosa* WIGHT, *l.c.* : *tab. 1919* (1852), *pro syn.*
— *Terniola foliosa* (WIGHT) WEDD. *in* DC., Prodr. 17 : 47 (1873).
— *Lawia foliosa* (WIGHT) WARM., Kongel Danske Vidensk. Selsk. Naturvidensk. Math. Afd., ser. 6, 7 (4) : 159 (1891).
Dalzellia lawii WIGHT, Icon. Pl. Ind. Or. 5 (2) : 35 (1852). Type : *Law s.n.*
— *Tulasnea lawii* WIGHT, *l.c.* : *tab. 1919* (1852), *pro syn.*
— *Terniola lawii* (WIGHT) WEDD. *in* DC., Prodr. 17 : 47 (1873).
— *Lawia lawii* (WIGHT) WARM. *in* WILLIS, Ann. Roy. Bot. Gard. Peradeniya 1 (3) : 211 (1902).
Dalzellia pedunculosa WIGHT, Icon. Pl. Ind. Or. 5 (2) : 35 (1982). Type : *Law s.n.*
— *Tulasnea pedunculosa* WIGHT, *l.c.* : *tab. 1919* (1852), *pro syn.*
— *Terniola pedunculosa* (WIGHT) WEDD. *in* DC., Prodr. 17 : 47 (1873).
— *Lawia pedunculosa* (WIGHT) WARM. *in* WILLIS, Ann. Roy. Bot. Gard. Peradeniya 1 (3) : 211 (1902).
Lawia zeylanica (GARDN.) TUL. var. *parkiniana* WILLIS, Ann. Roy. Bot. Gard. Peradeniya 1 (3) : 215 (1902). Type : *Parkin s.n.*, Sri Lanka (holo-, K).
Lawia zeylanica (GARDN.) TUL. var. *malabarica* WILLIS, *l.c.* : 215 (1902). Syntypes : *Barber 2150, 2153, 2516, 2524, 2525, 2847, Wight 1129*, Indes (K).
Lawia zeylanica (GARDN.) TUL. var. *konkanica* WILLIS, *l.c.* : 216 (1902). Syntypes : *Willis s.n., Woodrow s.n., Bhide s.n.*, Sri Lanka (K).
— *Terniola zeylanica* (GARDN.) TUL. var. *konkanica* (WILLIS) SANTAPAU, Rec. Bot. Surv. India 16 : 256 (1953).
Lawia n° 1 LAW *in* WILLIS, *l.c.* : 216 (1902).
Lawia n° 2 LAW *in* WILLIS, *l.c.* : 216 (1902).

Dalzellia carinata (Lecomte) C. Cusset

Fl. Cambodge, Laos, Vietnam 14 : 78 (1973).
Terniola carinata LECOMTE, Bull. Soc. Bot. France 56 : 96 (1909). Type : *Julien s.n.*, Cambodge (lecto-, P, choisi par C. CUSSET, *l.c.*).
— *Lawia carinata* (LECOMTE) KOIDZUMI *in* DOI, Fl. Satsum., appendix : 53 (1929).

Dalzellia diversifolia (Lecomte) C. Cusset

Fl. Cambodge, Laos, Vietnam 14 : 78 (1973).
Terniola diversifolia LECOMTE, Not. Syst. 1 : 7 (1909). Type : *Thorel 2731*, rivière Ubon, Thailande (holo-, P).
— *Lawia diversifolia* (LECOMTE) Koidzumi *in* DOI, Fl. Satsum., appendix : 53 (1929).

Dalzellia sessilis (Chao) C. & G. Cusset, *comb. nov.*

Terniopsis sessilis CHAO, Contr. Inst. Bot. Natn. Acad. Peiping 6 (1) : 2 (1948). Syntypes : *Chao 2285*, *1198*, Fukien, Chine (AU).

INDOTRISTICHA Van Royen

Acta Bot. Neerl. 8 : 475 (1959).
Dalzellia WIGHT, Icon. Pl. Ind. Or. 5 (2) : 34 (1852), *p.p.*
— *Tulasnea* WIGHT, *l.c.* : 35 (1852), *pro syn.*, *p.p.*
Tristicha auct. *non* THOUARS : WILLIS, Ann. Roy. Bot. Gard. Peradeniya 1 (3) : 212 (1902).

ESPÈCE-TYPE : *Indotristicha ramosissima* (Wight) Van Royen.

Indotristicha ramosissima (Wight) Van Royen

Act. Bot. Neerl. 8 : 475 (1959).
Dalzellia ramosissima WIGHT, Icon. Pl. Ind. Or. 5 (2) : 35 (1852). Type : *E. Johnson s.n.*, Malabar près Cochin, Inde (holo-, K).
— *Tulasnea ramosissima* WIGHT, *l.c.* : *tab. 1920* (1852), *pro syn.*
— *Terniola ramosissima* (WIGHT) WEDD. *in* DC., Prodr. 17 : 47 (1873).
— *Lawia ramosissima* (WIGHT) WARM., Nat. Pflanzenfam., ed. 1, III (2a) : 18 (1891).
— *Tristicha ramosissima* (WIGHT) WILLIS, Ann. Roy. Bot. Gard. Peradeniya 1 (3) : 208 (1902).

Indotristicha tirunelveliana Sharma, Karthik. & Shetty

Bull. Bot. Surv. India 16 : 158 (1974). Type : *Karthikeyan 40159A*, Indes (holo-, CAL).

MALACCOTRISTICHA C. & G. Cusset, *gen. nov.*

Indotristicha auct. *non* VAN ROYEN : DRANSFIELD & WITHMORE, Blumea 18 (1) : 154 (1970).

A Tristicha Thouars *flore semper 3 staminibus munito, ab* Indotristicha Van Royen *cupula nulla et a* Dalziella Wight *pedunculato bibracteatoque flore differt.*

Malaccotristicha malayana (Dransfield & Withmore) C. & G. Cusset, *comb. nov.*

Indotristicha malayana DRANSFIELD & WHITMORE, Blumea 18 (1) : 154 (1970).

TYPE : *Dransfield 639*, Malaisie (holo-, K).

SPECIES EXCLUDENDAE

Tristicha bifaria Presl, Rel. Haenkeanae 1 (2) : 86 (1827) = **Frullania nodulosa** Hees *(Hepaticae), syn. nov.*

Tristicha fontinaloides Presl, *mss. in* PR, *non* Welw. (= *Tristicha trifaria* subsp. *trifaria*) = **Frullania sp.** *(Hepaticae).*

Tristicha phascoides Grisebach, Abh. Ges. Wiss. Gött. 24 : 41 (1879) = **Crassula closiana** (Gay) Reiche (cf. REIMERS, Not. Bot. Gard. Berlin 13 : 35, 1936).

Podostemonites corollatus Szafer, Acta Soc. Bot. Poloniae 21 (4) : 765 (1952) = *quid? (non Podostemoniflorae).*

REMERCIEMENTS : Cette étude n'a pu être faite qu'avec le concours des Directeurs des Herbiers suivants qui nous ont confié le matériel déposé dans leur établissement : AAU, ALF, B, BOL, BR, C, COI, E, G, HBG, IRSC, J, K, L, LISC, LISJC, LUAU, M, MAU, MPU, NBG, NU, PRE, SAM, SRGH, U, UPS, US, WAG, YA, Z, ZT. Nous sommes particulièrement redevables envers le Dr. JAYASURIYA, F. L. S. (Peradeniya) et le Professeur MENG XIAOXIONG (Academia Sinica) pour leurs envois très précieux, et Mme le Professeur JOVET-AST pour son examen de « *Tristicha* » qui étaient en réalité des Hépatiques.

BIBLIOGRAPHIE

ASTON, H. I., 1973. — *Aquatic Plants of Australia.* Melbourne Univ. Press, 368 p., 138 fig.

BAKHUISEN VAN DEN BRINK, R. C., 1969. — Lawia, Dalzellia, Mnianthus, Terniola and Indotristicha. *Taxon* 18 : 598 (1969).

BENTHAM, G. & HOOKER, J. D., 1883. — *Genera Plantarum.* London, voir 3 : 10-115.

CHAO, H. C., 1948. — Discovery of Podostemonaceae in China. *Contrib. Inst. Bot. Nat. Acad. Peiping* 6 (1) : 1-17.

CIFERRI, 1946. — Cité par VAN STEENIS, 1981 : 341.

CRONQUIST, A., 1981. — *An integrated system of classification of flowering plants.* Columbia Univ. Press, New York, 1262 p.

DAHLGREN, R. H. T., 1980. — A revised system of classification of the Angiosperms. *Bot. Journ. Linn. Soc.* 80 : 91-124.

DRANSFIELD, J. & WHITMORE, T. C., 1970. — A Podostemacea new to Malaya : Indotristicha malayana. *Blumea* 18 (1) : 151-155.

ENDLICHER, S. L., 1841. — *Enchiridion botanicum.* Engelmann, Liepzig, 763 p.

ENGLER, A., 1894. — Podostemonaceae africanae. *Bot. Jahrb.* 20 : 134-135.

ENGLER, A., 1928 (" 1930"). — Podostemonales. *In* ENGLER & PRANTL, Nat. Pflanzenfam., ed. 2, 18a : 1-68 : 483-484.

LINDLEY, J., 1830. — *An introduction to the natural system of Botany.* London, 374 p.

LISTER, G., 1903. — On the occurrence of Tristicha alternifolia Tul. in Egypt. *New Phytol.* 2 : 15-18, 1 pl.

RAUH, W. & JÄGER-ZÜRN, I., 1966. — Zur Kenntniss der Hydrostachyaceae. *Sitz. Heidelberger Akad. Wiss. Math.-natur. Klasse* : 1-117.

REIMERS, H., 1936. — Was ist Tristicha phascoides Griseb ? *Not. Bot. Gard. Berlin* 13 : 35-36.

SZAFER, W., 1952.— Przedstawiciel rodziny Podostemonaceae w trzeciorzedzie Karpat. Zachodnich. *Acta Soc. Bot. Pol.* 21 (4) : 748-769.

TULASNE, L. R., 1852. — Monographia Podostemacearum. *Arch. Mus. Hist. Nat. Paris* 6 : 1-208.

VAN ROYEN, P., 1953. — The Podostemaceae of the New World II. *Acta Bot. Neerland.* 2 : 1-21.

VAN ROYEN, P., 1959. — Nomenclatural notes on the genera Dalziella, Lawia, Mnianthus and Terniola. *Acta Bot. Neerland.* 8 : 473-476.

VAN STEENIS, C. G. G. J., 1981. — *Rheophytes of the World.* Sijthoff & Noordhoff, Alphen aan den Rijn, 406 p.

VAN TIEGHEM, P., 1901. — L'œuf dans les plantes considéré comme base de leur classification. *Ann. Sc. Nat. Bot.*, ser. B, 14 : 213-390.

WARMING, E., 1891. — Podostemaceae. *In* ENGLER & PRANTL, *Nat. Pflanzenfam.*, ed. 1, 2a : 1-22 (et Nachtrage : 179, 1897).

WILLIS, J. C., 1902. — A revision of the Podostemaceae of India and Ceylon. *Ann. Roy. Bot. Gard. Peradenyia* 1 : 181-250.

WILLIS, J. C., 1914. — A new natural family of flowering plants : Tristichaceae. *Journ. Linn. Soc.* 43 : 49-54.

ANNEXE

Coefficients de corrélation entre variables explicatives dans les différentes analyses en composantes principales.

ANALYSE 1 (globale)

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
1		77	-43	9	94	-1	-1	56	69	73	42	-9	19	70
2			-7	22	84	30	28	71	78	-77	60	-4	20	68
3				1	-43	44	15	16	1	42	14	-7	-13	-27
4					21	15	44	12	26	-1	10	49	21	22
5						-1	6	54	64	-74	37	12	17	61
6							78	50	44	1	60	-2	20	-1
7								33	46	1	47	31	16	1
8									61	-56	74	-24	-1	32
9										-69	62	-3	23	61
10											-42	10	-19	-70
11												-27	-9	32
12													1	-2
13														26
14														

ANALYSE 2 (*Tristichaceae* sauf *Weddellina*)

	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
2		65	46	-21	1	17	58	70	53	-16	26	33	-27
3			14	6	-14	26	44	66	-28	-20	-24	9	-43
4				-7	49	13	18	21	31	14	-4	18	7
5					9	1	-41	-33	-4	12	11	-13	22
6						-15	-28	-40	-18	23	12	9	54
7							-7	22	7	-1	-1	11	14
8								64	12	-39	-48	5	-72
9									-8	-40	-51	14	-73
10										-21	16	-8	-51
11											82	-22	45
12												-23	46
13													21
14													

ANALYSE 3 (genre *Tristicha*)

	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
2		62	25	16	59	57	42	76	30	34	29	-37	12
3			13	8	56	41	36	75	38	29	22	-11	5
4				14	3	30	15	29	-1	11	17	-1	5
5					-21	5	2	14	-2	-24	78	-6	-5
6						69	47	60	27	41	4	-9	19
7							47	63	20	41	24	-19	11
8								40	10	49	10	-37	-12
9									26	39	37	-51	17
10										2	21	-8	3
11											-12	-27	9
12												-5	23
13													8
14													

Analyse 4 (*Tristicha* d'Afrique)

	2	3	4	6	7	8	9	10	11	12	13	14
2		89	26	76	69	35	79	−1	31	9	−29	31
3			8	75	57	10	75	−4	15	15	−13	35
4				6	39	18	18	26	12	21	2	11
6					72	45	69	−21	24	2	−3	10
7						49	72	−15	46	10	19	20
8							36	−7	42	−5	−7	−13
9								−21	47	−23	−43	15
10									−37	61	−1	−20
11										−36	−32	14
12											1	2
13												2
14												

Analyse 5 (*Tristicha* d'Amérique)

	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
2		67	28	25	62	−5	73	75	−2	79	−22	8	11
3			42	12	71	12	82	82	−66	77	−22	52	−1
4				22	32	24	23	40	−18	35	43	−18	−1
5					−18	13	7	21	−1	−32	67	−2	−8
6						58	68	76	−50	88	−2	−39	7
7							15	36	−25	27	−54	−19	2
8								80	−46	73	−23	−33	32
9									−44	82	5	−33	10
10										−31	32	45	37
11											−1	−19	13
12												30	−6
13													52
14													

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **10**, 1988,
section B, *Adansonia*, n° 2 : 179-218

Etude sur les Podostemales.
10. Structures florales et végétatives des *Tristichaceae*

G. Cusset & C. Cusset

Résumé : Synthèse des données acquises sur les Tristichacées (morphologie, anatomie, développement et physiologie) et observations nouvelles. Mise en évidence d'un plan structural commun aux membres de cette famille et comparaison avec les autres Angiospermes. Proposition de la classe nouvelle des *Podostemopsida* à côté des *Magnoliopsida* et des *Liliopsida*.

Summary : Established data on *Tristichaceae* (morphology, anatomy, development and physiology) and new observations are synthetized. The structural pattern of every species of that family is generalized and a parallel drawn with the other Angiosperms. The new class of the *Podostemopsida*, beside the *Magnoliopsida* and the *Liliopsida*, is propound.

Gérard Cusset, Laboratoire de Phytologie Quantitative, Université P. et M. Curie, 7, quai St Bernard, 75005 Paris, France.
Colette Cusset, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 Paris, France.

« Ce sont toujours des plantes, mais elles sont si singulières dans leur forme, elles ont des attributs si nouveaux, qu'ils éludent la plûpart de nos systèmes dont les limites ne s'étendent guère au-delà des plantes de nos climats ».

Adanson, 1763

Dans un article précédent (Cusset, C. & Cusset, G., 1988) nous avons examiné un bon nombre de populations de *Tristichaceae* et délimité, par analyse quantitative sur les caractères floraux, les genres et les espèces qui les composent. Ici, nous voudrions étudier les caractères morphologiques et anatomiques de ces plantes pour leur assigner, si possible, une place dans la classification des Angiospermes, problème toujours pendant, bien que de nombreuses solutions aient précédemment été proposées. Un troisième article sera consacré à leur répartition géographique et à quelques vues sur l'évolution de cette famille.

I. LA FLEUR DES TRISTICHACÉES

1. LES CRITÈRES LINNÉENS

Dans un premier temps, suivons l'axiome linnéen : « *Dispositio vegetabilium primaria a sola fructificatione desumenda est* » (LINNÉ, 1751).

La fleur du *Tristicha trifaria* (Bory ex Willd.) Spreng. (Fig. 1), prise comme exemple, peut se décrire ainsi :

— Fleur terminant des rameaux courts ou (rarement) paraissant axillaire ; pédicelle s'accroissant à l'anthèse.

— 2 bractéoles subopposées, scarieuses, l'inférieure embrassant légèrement la supérieure.

— Périgone simple de 3 pièces scarieuses, minces, ovales-triangulaires, un peu carénées, légèrement unies à leur base, imbriquées dans le bourgeon, marcescentes à la base du fruit.

— Une étamine unique, alternitépale, du côté opposé à l'axe, rarement 2, et alors une du côté opposé à l'axe et une latérale, souvent persistante en dessous du fruit ; filet aplati, très étroitement deltoïde ; anthère ovale, obtuse, à 2 lobes bien marqués, tétrasporangiée, à microsporanges adaxiaux ; pollen en monade, à 8-12 foramens, à cloisonnement succédané.

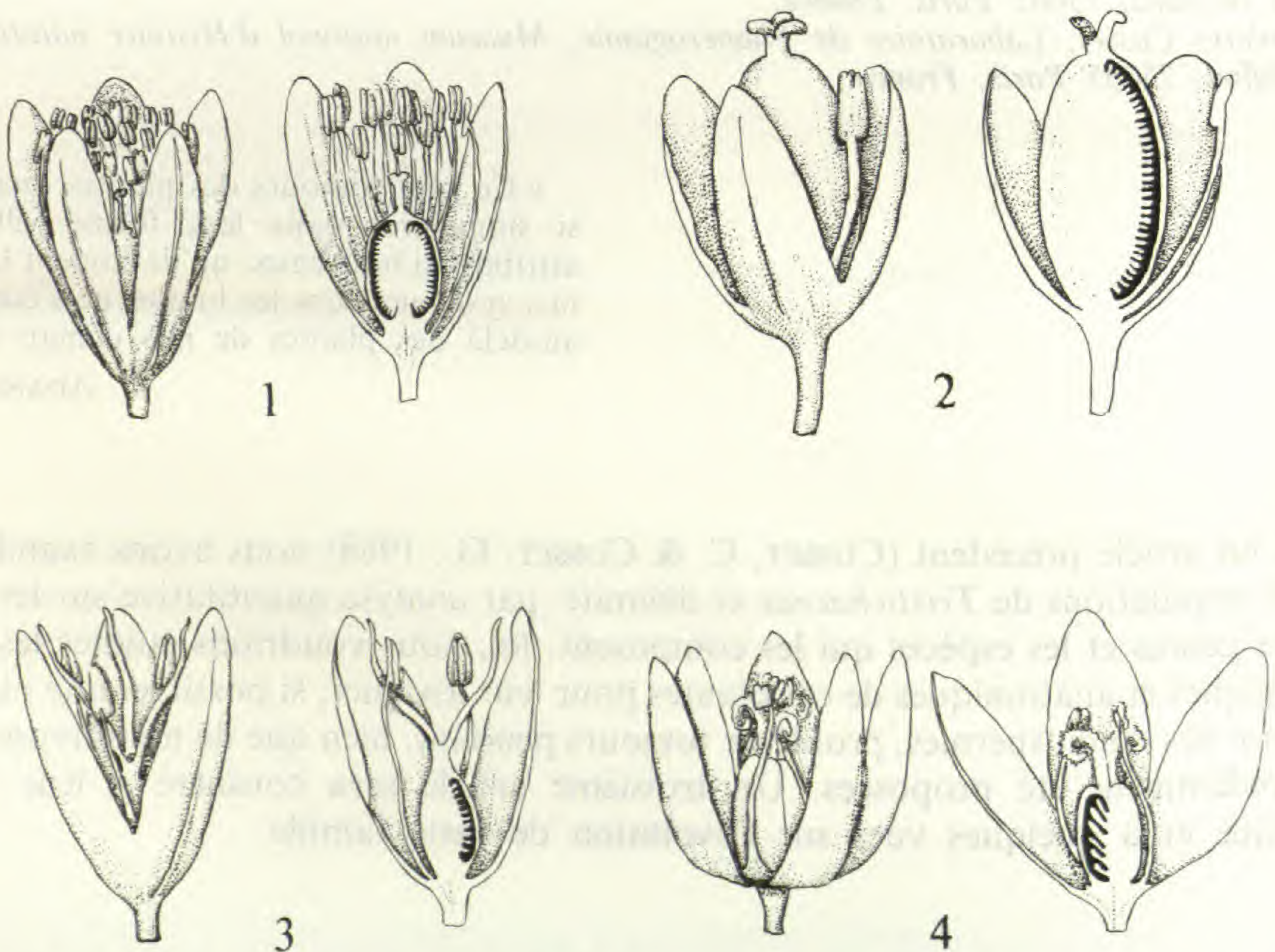


Fig. 1. — Aspect externe et coupe longitudinale de : **1, Weddellina squamulosa ; 2, Tristicha trifaria ; 3, Indotristicha ramosissima ; 4, Mollugo verticillata.**

— Ovaire supère obovale, très légèrement stipité ; 3 stigmates égaux légèrement unis à leur base, d'abord dressés puis recourbés en dehors et alors divergents ; 3 loges délimitées par des cloisons complètes, très minces et pratiquement transparentes ; 3 placentas axiles volumineux portant de nombreux ovules allongés, anatropes, épitropes-ascendants à la partie supérieure de l'ovaire, épitropes-descendants dans sa partie inférieure, à 2 téguments ; tenuinucellaires ; funicules très courts ; micropyle formé par le tégument externe seul.

— Capsule obovale-ellipsoïde, couronnée par les stigmates desséchés, trigone, à déhiscence septicide en 3 valves subégales, à placentas persistants portant de très nombreuses graines de faible taille.

— Graines oblongues à embryon droit, dicotylédone, sans albumen ni endosperme.

La fleur des autres Tristichacées, *sensu lato*, en diffère par les caractères résumés dans le tableau 1.

TABLEAU 1 : Composition des fleurs des autres Tristichacées.

	BRACTÉOLES	SÉPALES	ETAMINES	LOGES OVARIENNES
Weddellina squamulosa Tul.	n écailles	5	5-25	2
Tristicha australis C. & G. Cusset	2 écailles	3	2 (3)	3
Dalzellia ceylanica (Gardner) Wight	0	3	3	3
Dalzellia carinata (Lecomte) C. Cusset et *D. diversifolia* (Lecomte) C. Cusset	0	3	(2) 3	3
Dalzellia sessilis (Chao) C. & G. Cusset	2 écailles	3	2-3	3
Indotristicha ramosissima (Wight) Van Royen	2 ramuli	3	3	3
Indotristicha tirunelveliana Sharma et al.	0	3	3	3
Malaccotristicha malayana (Dransfield & Whitmore) C. & G. Cusset	2 écailles	3	3	3

Cet examen rapide, dans un strict esprit linnéen, met l'accent sur l'homogénéité florale des Tristichacées, ce qui n'est pas le cas dans les Podostémacées. Il amène, malgré la fréquence de la trimérie du plan floral (Fig. 2), sur l'existence de 2 cotylédons et de 2 préfeuilles transverses dans plusieurs genres (il n'existe jamais de préfeuille adossée) à inclure les Tristichacées dans les Dicotylédones. On notera que la fleur de certains *Mollugo* (Molluginacées, Caryophylliflores) est pratiquement identique à celle des Tristichacées.

En suivant les seuls critères adoptés par LINNÉ, la description que nous avons faite précédemment conduit à rapprocher les Tristichacées des Molluginacées, c'est-à-dire des Caryophylliflores, position déjà prise par BAILLON (1888), dans un *système artificiel* au sens d'Ad. de JUSSIEU (1848). Mais qu'en est-il des autres critères ?

2. L'APPORT DE L'EMBRYOLOGIE

Le recours à la structure de l'embryon, dont la valeur a été établie dès 1765 par un manuscrit de Bernard de JUSSIEU (Ad. de JUSSIEU, 1848), et placé au premier rang des critères utilisables par A. L. de JUSSIEU, se limitait d'abord à la simple constatation du nombre de

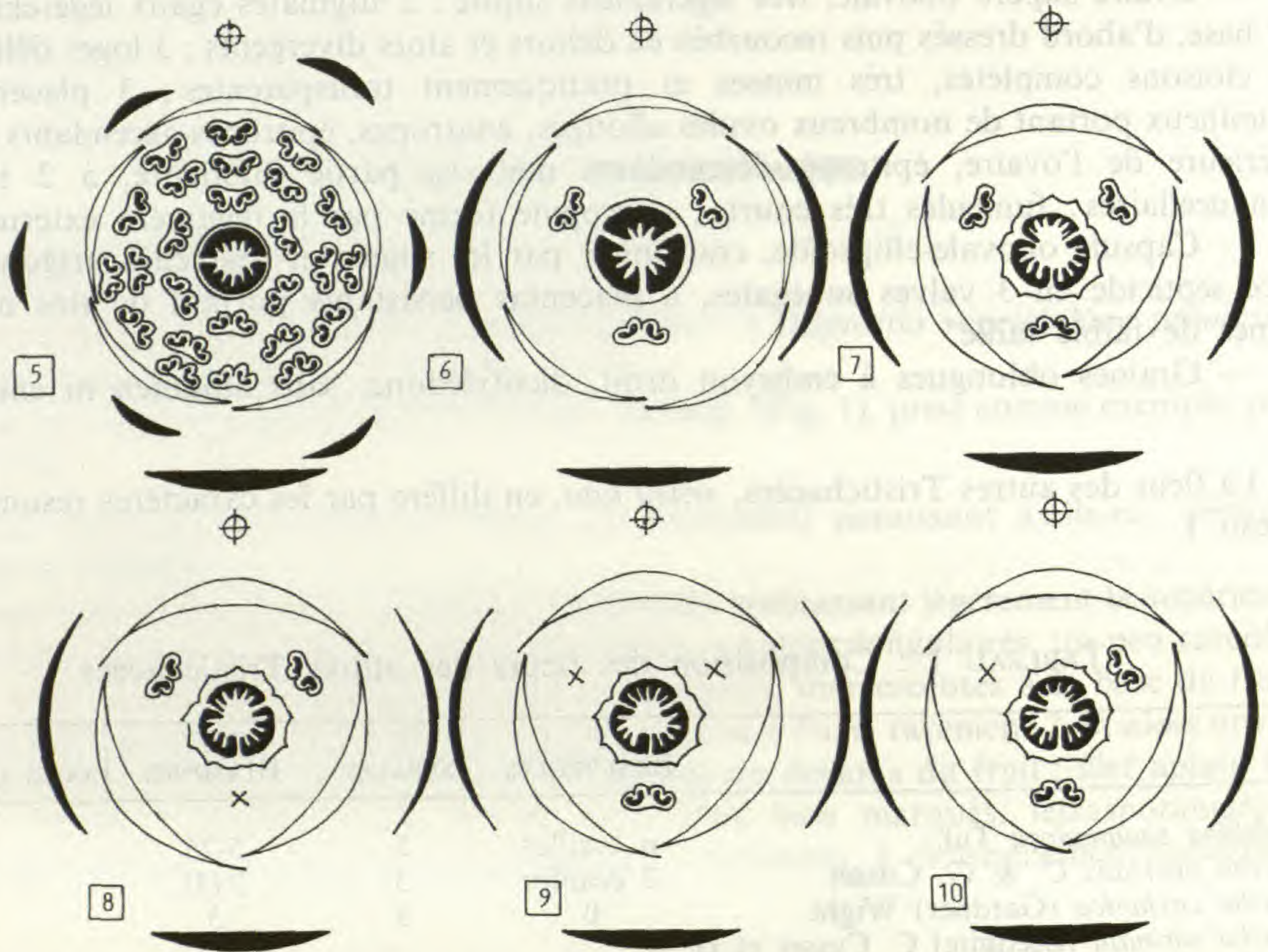


Fig. 2. — Diagrammes floraux : 5, **Weddellina squamulosa** ; 6, **Mollugo verticillata** ; 7, **Indotristicha ramosissima** ; 8, **Tristicha australis** ; 9, **Tristicha trifaria** ; 10, **Tristicha trifaria**, forme à 2 étamines.

cotylédons, ce qui permit d'affecter les Tristichacées aux Dicotylédones. Une observation beaucoup plus fine allait suivre les exemples de TREVIRANUS (1815), d'HOFMEISTER (1849-1861), de TULASNE (1849-1855), d'HANSTEIN (1871), et de FLEISCHER (1874).

Le plus ancien travail, celui de CARIO (1881), bien qu'assez préliminaire, souligne l'étrangeté de l'embryologie de *Tristicha trifaria* : « Das Ei ist hun dadurch besonders merkwürdig ». Le point le plus intéressant en est le devenir de la cellule terminale du suspenseur qui traverse l'endostome, se renfle considérablement et fonctionne comme haustorium. Ce travail a été considérablement précisé par WENT (1908), MAGNUS (1913), CHIARUGI (1927, 1933), RAZI (1949, 1955), MAHESHWARI (1950), MUKKADA (1963, 1969), CHOPRA & MUKKADA (1966), BATTAGLIA (1971), NAGENDRAN (1974) et NAGENDRAN et al. (1976) qui ont étudié diverses Tristichacées.

De l'ensemble de ces travaux, concordants à l'exception de ceux de RAZI (1949, 1955) dont les descriptions n'ont été retrouvées par aucun des auteurs ultérieurs, et de nos observations, on peut tirer la description suivante :

— Les téguments externes et internes se développent pratiquement simultanément (ce qui n'est pas le cas des Podostémacées).

— Il n'y a jamais de double fécondation dans les Podostémiflores. Un gamète mâle fusionne avec l'oosphère mais le second gamète reste dans le tube pollinique tandis que le second noyau du sac embryonnaire dégénère et n'aura aucune descendance. Il n'y a aucune formation d'albumen, même réduit à une seule cellule. Il s'agit d'un cas très exceptionnel chez les Angiospermes, décrit aussi dans des Orchidacées et des Trapacées (Battaglia, 1980).

— Le zygote se cloisonne transversalement en 2 cellules ; la cellule supérieure, bien que se divisant longitudinalement une fois, ne donnera aucune cellule de la plantule car ses dérivées dégénèrent. Elles ne subsistent dans l'embryon que comme un croissant plus ou moins écrasé.

— La cellule chalaziale se divise elle-même en deux. Le noyau inférieur ainsi créé ne sera jamais isolé par une cloison et dégénérera. La totalité de l'embryon provient ainsi d'une cellule en position moyenne au début de la somatogenèse.

— Son développement suit un processus très particulier, l' « Apinagia-type » de Battaglia (1971) conduisant à un sac embryonnaire à 4 cellules nucléées et un noyau dégénéré. Tout se passe comme s'il n'existait qu'un seul archégone chez les Tristichacées, au contraire des autres Angiospermes où la théorie classique de Porsch (1907) voit deux archégones adossés.

— La cellule basale du suspenseur se développe en un syncitium plurinucléé qui peut se ramifier, fonctionnant probablement comme haustorium.

— Les cloisons du nucelle disparaissent tandis que les noyaux se multiplient. Il se forme ainsi un ensemble coenocytique occupant la plus grande partie de la très jeune graine. C'est en repoussant cet ensemble, et sans doute à ses dépens, que se développe le jeune embryon (Fig. 3). Les auteurs ayant étudié cette famille désignent ce sac coenocytique comme « sac pseudo-embryonnaire » ou « plasmode nucellaire » (Nagendran et al., 1976).

— La plantule se développe très rapidement, ce qui explique la rareté d'observations sur son ontogenèse. Les données de Jäger-Zürn (1967) coïncident parfaitement avec nos observations. Le tiers supérieur du jeune embryon provient de la cellule apicale du proembryon, se multiplie latéralement de façon importante et donne deux cotylédons ; le tiers moyen a une croissance moins forte et se développe surtout en largeur pour donner la zone hypocotylédonaire. Le tiers basal, avec quatre grandes cellules pouvant éventuellement être comprises comme des « initiales » de racine et de coiffe, reste totalement inhibé et ne jouera aucun rôle dans la morphogenèse. Une cellule (ou deux) du suspenseur peut persister assez longuement, nécrosée sous forme de « tache brune » (Schnell & Cusset, 1963).

— Cette plantule, qui reste de taille inférieure à 2 mm pour *Tristicha trifaria*, a, dans un premier temps, des cotylédons qui s'allongent nettement, puis se dégagent des téguments séminaux. Simultanément des poils unicellulaires apparaissent à son pôle basal. Ce sont des cellules « épidermiques » qui prennent une grande extension (Schnell & Cusset, 1963, Pl. I, fig. M et L).

— En un second temps la partie sous-cotylédonaire s'allonge et est munie de poils qui apparaissent en direction basifuge. La partie qui les porte peut être considérée comme un hypocotyle (Rauh, 1937). Simultanément un petit bouquet de « feuilles » est formé par l'apex intercotylédonaire, en disposition spiralée. Ces feuilles ont la même structure que les cotylédons ; leur base possède une nervure peu marquée, mais où on trouve occasionnellement quelques anneaux de lignine. Leurs marges et leur région distale ne comprennent qu'une assise cellulaire. Elles n'axillent aucun bourgeon, tout au moins dans les échantillons que nous avons examinés.

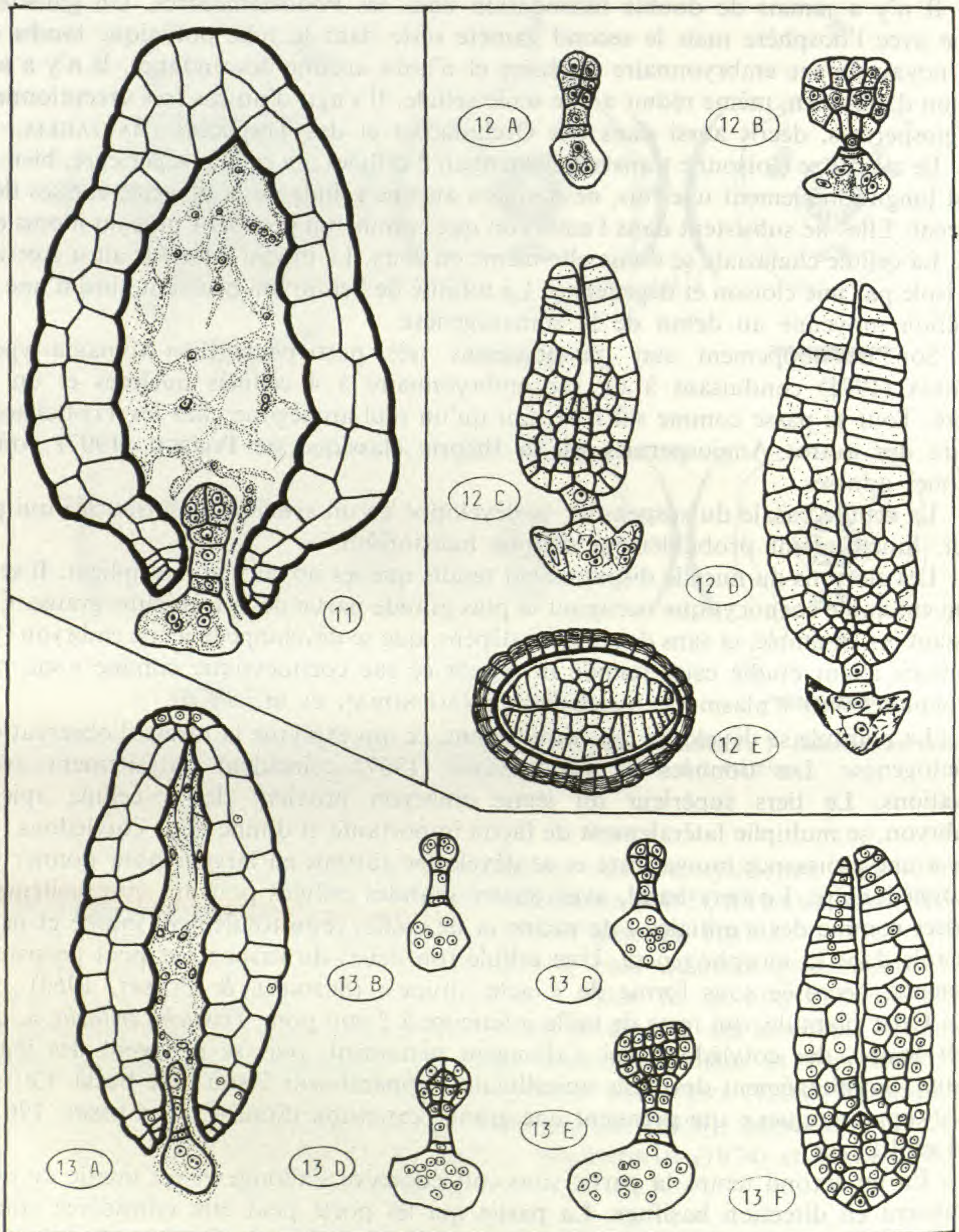


Fig. 3. — Développement de l'embryon de quelques Tristichacées : **11, Indotristicha ramosissima,** d'après CHOPRA & MUKKADA (1966) ; **12, Tristicha trifaria,** d'après JÄGER-ZÜRN et original ; **13, Dalzellia ceylanica,** d'après MUKKADA (1969) et original. Les indices de A à F indiquent des stades chronologiques croissants.

Les données de l'embryogénie ont été utilisées par plusieurs auteurs pour reconnaître la place des Tristichacées dans un système classificatoire.

WENT, partisan en 1908 de les placer dans les Rosiflores, fait ensuite une comparaison entre leur embryologie et celle de certaines Crassulacées étudiées par son élève S. ROMBACH (1911). Les analogies proposées de façon très prudente par ROMBACH allaient être considérées comme de véritables homologies par de nombreux auteurs qui, devant la divergence entre les solutions dues aux critères linnéens floraux et les analogies embryologiques, allaient choisir exclusivement ces dernières et placer les Podostémacées *sensu lato* dans les Rosiflores bien que leurs morphogenèses soient distinctes. Il faut en effet remarquer que c'est la cellule basale du suspenseur qui forme l'haustorium des Podostémiflores tandis que dans les Crassulacées l'haustorium provient de la cellule basale du proembryon bicellulaire (SOUÈGES, 1936). CORNER (1976) rapproche cette structure de ce qui est connu « in Piperaceous diversity ».

L'argument supplémentaire avancé assez timidement par EMBERGER (1960) de l'analogie entre les poils cotylédonaires des Tristichacées et des poils de certaines plantules de Saxifragacées ne peut être considéré comme solide, ces derniers étant des expansions de l'albumen qui manque absolument dans les Tristichacées.

Les faits embryogéniques actuellement établis, au contraire, nous semblent montrer une profonde originalité des *Podostemiflorae* qui ne peuvent, sur ce point, être rapprochées d'aucun autre super-ordre de Dicotylédones (ou de Monocotylédones). Nous devons constater qu'une étude embryologique des Tristichacées ne confirme aucunement les conclusions déduites des critères linnéens stricts mais ne permet pas, non plus, de leur assigner une place certaine.

3. AUTRES CRITÈRES

Plusieurs auteurs ont indiqué quelle est l'apparence des grains polliniques des Tristichacées. Cependant ces travaux déjà anciens n'ont utilisé que le microscope photonique. Contrairement à celui des Podostémacées où existent très fréquemment des dyades, le pollen des Tristichacées est en monades.

Le genre *Weddellina* a un pollen tricolporoïdé, de forme « prolate », à sexine d'épaisseur égale à la nexine. Les Tristichacées *sensu stricto* ont très généralement été décrites comme ayant un pollen polyforé (de 8 à 12 foramens) de forme plus ou moins sphérique, avec une sexine finement granulée à granules de l'ordre de 0,8 µm (ERDTMAN, 1952 ; BEZUIDENHOUT, 1964). Cette description a été confirmée par SHARMA et al. (1974) pour *Indotristicha tirunelveliana*, tandis que CHAO (1948) indique une ornementation de « *4 papillae* » pour *Dalzellia sessilis*. SUBRAMANYAN & SREEMADAVAN (1969) décrivent le pollen de *Terniola ceylanica* (= *Dalzellia ceylanica*) comme tricolporoïdé. Tout comme WARMING (1891), nous n'avons observé dans cette espèce, que des grains de pollen à une dizaine de foramens, du type habituel des Tristichacées *sensu stricto*.

Le super-ordre des Caryophylliflores présente des pollens allant de la structure tricolpée à celle polyporée (WALKER & DOYLE, 1975) et, de ce point de vue, il y aurait une certaine confirmation de ce que nous avaient montré les critères linnéens. Cependant ces structures sont très répandues dans les Dicotylédones et il est certain que des études beaucoup plus précises doivent être conduites avant de voir dans la palynologie des Tristichacées un élément décisif

pour leur classement. Un tel travail est actuellement en cours, par les soins de Mme LOBREAU-CALLEN. Les premiers résultats montrent une structure originale de la zone columellaire.

L'anatomie florale, qui permet parfois, bien que sujette à discussion (l'appareil ligneux floral est-il « conservateur » ?), de déterminer des ressemblances ou des évolutions, est très difficile à décrire dans les Tristichacées. En effet la vascularisation de leurs fleurs est extrêmement réduite, bien qu'elles soient aériennes. Ainsi que les auteurs précédents, nous n'avons rencontré, dans les nervures florales, que des cellules très allongées, avec de très rares anneaux faiblement lignifiés, se terminant à leurs deux extrémités en pointes graduelles, sans aucune perforation, autrement dit des trachéides. Elles sont, en coupe transversale, presque indiscernables des autres cellules de la fleur des Tristichacées, et, en éclaircissement, la rareté des anneaux de lignine ne permet pas de suivre leur trajet sans une grande part de subjectivité (dans *Weddellina squamulosa* la distance entre deux de ces anneaux est de l'ordre de 0,8 mm, alors que la longueur totale de la fleur avoisine 5 mm).

La caryologie est pratiquement inconnue. Des comptages déjà anciens indiquent des plaques métaphasiques à 20 (*Dalzellia ceylanica*) ou 40 (*Weddellina squamulosa*) chromosomes de petite taille et plus ou moins sphériques (WENT, 1910, 1926), mais le nombre de base reste inconnu.

Une étude rapide selon la méthode du sérodiagnostic de l'Ecole de Koenigsberg (MEZ & ZIEGENSPECK, 1925) a montré que les protéines globales des Tristichacées ne peuvent être rapprochées que de celles de Rosacées, parmi un ensemble Rosales + Hamamélidales + Saxifragales + Gunnérales + Fabales + Myrtiflores (KOLZ, 1923). ROEDERER (1930) en tire argument pour les placer près d'une hypothétique souche ancestrale commune aux Polycarpiques, aux « Ürrosales » et aux « Ürsaxifragales », en un phylum indépendant. Il est bien évident que l'analyse de ces protéines devrait être reprise avec des techniques modernes.

4. CONCLUSIONS SUR LA FLEUR

Ce qui précède ne nous permet aucune conclusion ferme sur la place des Tristichacées dans la classification. Nous sommes devant un dilemme sérieux : ou nous n'envisageons que des arguments tirés de la morphologie externe, et, dans un système très artificiel, les Tristichacées devraient être rangées dans les Caryophylliflores, ou nous prenons en compte l'embryologie et les Tristichacées n'ont aucune place désignée dans le système classificatoire actuel qui est encore très largement linnéen.

Ce problème a bien été ressenti par plusieurs botanistes, considérant aussi l'appareil végétatif très particulier des Podostémiflores que nous allons examiner. Ils en ont conclu à la grande difficulté de trouver aux Podostémiflores une place adéquate dans la classification.

II. L'APPAREIL VÉGÉTATIF

Dès la première vue d'une Tristichacée, on ne peut manquer d'être frappé par l'étrangeté de leur appareil végétatif qui n'évoque aucune autre Phanérogame. L'interprétation de sa

structure en termes habituels est réellement difficile, les divers organes qui la composent ne pouvant être rangés dans les catégories utilisées pour le classement des organes végétatifs. Le typologiste TROLL lui-même (1937) écrit au sujet de *Dalzellia ceylanica* : « Die morphologische Analyse ihres Vegetationskörpers wird hier im wesentlichen von der Entwicklungsgeschichte geleitet, ein schönes Beispiel für die grosse Bedeutung, welche die entwicklungsgeschichtliche Method für die typologische Untersuchung gewinnen kann. ».

1. INDOTRISTICHA RAMOSISSIMA

Suivons donc le développement d'*Indotristicha ramosissima* (Wight) Van Royen, d'après nos observations sur du matériel conservé en alcool qui confirment entièrement le travail de WILLIS (1902).

Les premiers stades de germination sont identiques à ceux figurés pour *Tristicha trifaria* (comparer notre figure 4 et la planche IX, fig. 4 de WILLIS). Après la formation d'une demi-douzaine de feuilles, la croissance de l'axe primaire cesse. Son extrême base se renfle en 4 à 7 mamelons, apparaissant de façon non simultanée, mais dont l'ordre de formation n'a pu être caractérisé. Chacun de ces mamelons correspond au début de la surrection d'un organe dont l'ensemble constituera le « thalle » au sens des Systématiciens. Ce dernier terme ayant été appliqué à des ensembles de valeur diverse dans les Podostémiflores, nous appelerons ici *protocorme* l'ensemble des organes latéraux issus de l'axe hypocotylaire d'*Indotristicha ramosissima*. L'acception de « protocorme » est relativement floue : pour TREUB (1884) c'est un organe particulier aux Lycopodiacées, alors que GOEBEL (1928) l'emploie pour une production de l'hypocotyle des Orchidées. Le point commun est la production tardive, en position latérale, par cet organe, de la pousse feuillée adulte.

Chaque bras protocormial se termine par une cupule fortement dissymétrique à laquelle on attribue habituellement une valeur de coiffe radiculaire, seul critère qui ait conduit à cataloguer comme racines les bras protocormiaux. On notera cependant que cette coiffe « somewhat abnormal » pour METCALFE & CHALK (1950) est telle que le bras est simultanément climacorhize à sa face topographiquement inférieure et liorhize à sa face topographiquement supérieure (terminologie de VAN TIEGHEM, 1891). Il serait sans doute plus réaliste d'y voir simplement le tissu périphérique de l'hypocotyle, distendu par la croissance du protocorme qu'il accompagne à la face topographiquement inférieure et déchiré ce qui laisse une solution de continuité au niveau de la face supérieure du bras. On notera que *Tristicha trifaria* ne montre aucune sorte de coiffe à cet emplacement. Ajoutons que ces bras sont à symétrie fortement dorsiventrale et bilatérale et chlorophylliens ; ils portent deux sortes de productions :

— A la face topographiquement inférieure, se différencient en deux rangées longitudinales latérales, des émergences subopposées d'origine exo- et mésogène, qui restent entièrement parenchymateuses, avec une région apicale à plus petites cellules et sans coiffe. Elles sont à géotropisme positif et quand elles touchent le support s'étalent en disques où des cellules épidermiques s'allongent en poils se fixant très solidement au support. On les a désignées (WARMING, 1881) sous le nom particulier d'haptères (Fig. 6). D'après WARMING ces haptères « very often branche exogenously ». Au moins par leur aspect externe elles ressemblent beaucoup aux « Haftscheiben » de *Plocamium coccineum* (Gigartinales-Rhodophycophytes) qui ont la même fonction (GOEBEL, 1884).

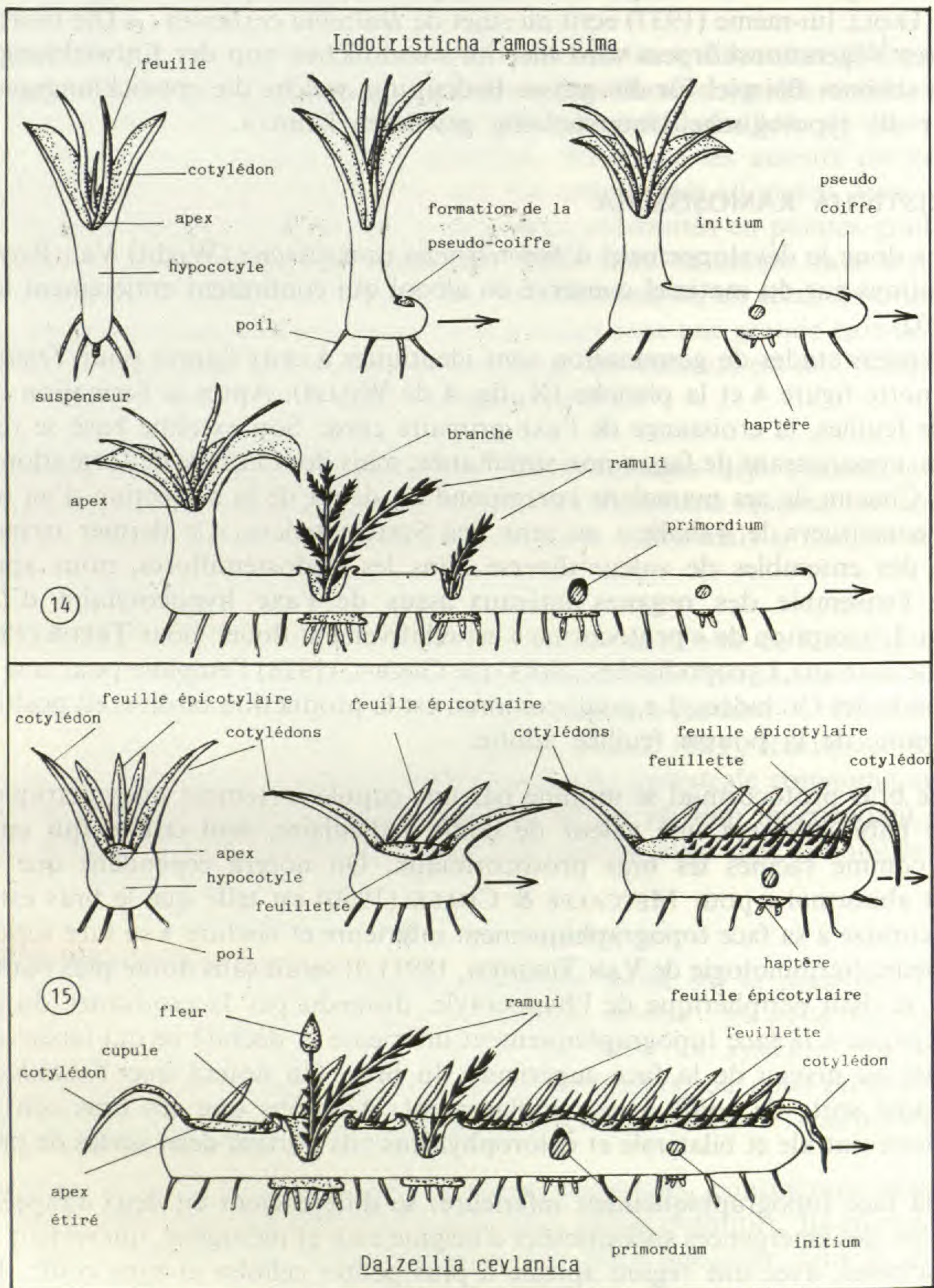


Fig. 4. — Développement du corps végétatif d'Indotristicha ramosissima (14) et de Dalzellia ceylanica (15). Coupes longitudinales d'un bras protocormial à divers stades de croissance (semi-schématique).

— A la face topographiquement supérieure, en deux rangées longitudinales, apparaissent des pousses endogènes subopposées faiblement vascularisées par un cordon unique. Ce sont ces pousses qui constitueront la totalité de la plante adulte.

Les haptères comme les pousses endogènes se forment relativement près de l'apex du bras protocormial et se développent de façon basipète. Le bras se ramifie lui-même latéralement, pratiquement à angle droit, d'une façon encore non connue, sans pièce axillante. On remarque qu'haptères et pousses endogènes ne se rencontrent, en couples, que vers le milieu du segment séparant chaque ramification.

La morphologie des pousses endogènes est assez complexe. Il apparaît d'abord un axe ne possédant aucune feuille axillante d'après nos observations et portant des écailles sans aucune vascularisation et à assise cellulaire unique. WILLIS l'a nommé « ramulus ». Sa croissance est très rapide, mais cesse bientôt ; ce ramulus est donc à croissance limitée. Il est assez vite caduc. Sa vascularisation ne comprend qu'un faisceau unique, très grêle, avec des trachéides à rares anneaux de lignine.

Quand les ramuli atteignent leur taille adulte, « buds may be seen » (WILLIS, 1902) à leur aisselle. Il importe de souligner que ces bourgeons sont situés entre le ramulus et la marge externe du bras protocormial, c'est-à-dire que l'ensemble feuille + bourgeon a un plan de symétrie orthogonal au grand axe du bras protocormial. Ces bourgeons se développent à leur tour en pousses feuillées, mais ces pousses sont bien différentes des ramuli. En effet leur croissance est importante et n'est arrêtée que par la décrue des eaux qui les met à sec. Avant, ils peuvent atteindre une longueur de 40 ou 50 cm alors que les ramuli ne dépassent pas 2 ou 3 cm. Ils sont abondamment ramifiés, toujours par couples superposés. L'élément inférieur a la structure d'un ramulus tandis que l'élément supérieur, initié plus tardivement, répète la structure de la pousse feuillée. Nous nommerons la pousse feuillée issue directement du protocorme « branche ». Sa structure anatomique est beaucoup plus complexe que celle des ramuli et pratiquement identique à celle figurée chez *Tristicha trifaria* (SCHNELL, 1967, fig. 6), avec une protostèle, non limitée par un péricycle ou un endoderme, comprenant des trachéides à anneaux de lignine espacés et probablement du phloème, bien que, comme les auteurs précédents (WARMING, 1881 ; WILLIS, 1902 ; SCHNELL, 1967) nous n'ayons rencontré aucun tube criblé dans cette espèce. Ces branches sont, en début de saison de croissance, abondamment recouvertes d'écailles à une seule assise cellulaire et sans nervation quelle qu'elle soit, assez rapidement caduques.

Si nous essayons de ranger ramuli et branches dans des catégories typologiques d'organe, leurs rapports de position, leur évolution chronologique et leur comportement physiologique nous amènent à considérer que les ramuli sont des feuilles axillantes et les branches leurs rameaux axillaires (Fig. 5). Les écailles qu'ils portent seraient alors équivalentes aux écailles de Ptéridophytes et à valeur trichomale. Dans cette optique, et malgré leur morphologie externe semblable, il conviendrait de ne pas assimiler ces écailles unistratifiées aux feuilles de l'axe épicotylé à plusieurs assises cellulaires et vascularisées de façon identique à celle des ramuli. Deux arguments supplémentaires viennent à l'appui de cette conception :

— Dans le *Weddellina squamulosa* GRUBERT (1976) a montré qu'à la place des feuilles de l'axe épicotylé du type *Indotristicha*, on observe de véritables ramuli. Il ne semble pas trop osé d'en faire l'homologation.

— L'architecture des rameaux floraux est compatible avec cette interprétation. Le bourgeon floral est à l'aisselle d'un ramulus et le pédoncule uniflore porte vers son milieu deux autres ramuli (WILLIS, Pl. VIII, fig. 5). Si l'on accepte que la fleur de l'*Indotristicha ramosissima* possède deux bractéoles transverses, comme celles du *Tristicha trifaria* et d'autres Tristichacées (Tableau 1), on ne peut qu'assimiler ces ramuli aux bractéoles, ailleurs identiques aux feuilles de l'axe épicotylé.

Ces arguments nous amènent à considérer que les ramuli sont l'équivalent des feuilles épicotylédonaires et que ces dernières sont différentes des « feuilles » trichomales qui recouvrent ramuli et branches. Leur structure n'a pas d'analogue connu dans les Angiospermes et leur origine endogène sur le bras protocormial est particulièrement originale comme la symétrie transverse de l'ensemble feuille-bourgeon.

Le protocorme d'*Indotristicha ramosissima* est un organe à géotropisme positif très inhabituel dans les Trachéophytes. On peut en rapprocher l' « Auswüchse der Hypokotylknolle » décrit dans quelques Balanophoracées et Rafflésiacées parasites (GOEBEL, 1928 ; RAUH, 1937). Il s'agit de « bras » se ramifiant à partir de l'hypocotyle fortement renflé sur lesquels apparaissent des bourgeons floraux endogènes (*Helosis*, Balanophoracées) ou exogènes (*Langsdorffia*, Balanophoracées). On notera que pour DAHLGREN (1980) « The affinities of the Balanophorales are still totally unknown (as for the Podostemonales) ». L'embryologie des Balanophoracées, pour ce qui en est connu (FAGERLIND, 1945 ; JOHANSEN, 1950) est d'un type extrêmement particulier, avec absence de suspenseur et divisions longitudinales prépondérantes, et ne peut être rapprochée de celle des Podostémiflores. Elle est « entièrement différente de celle que l'on rencontre chez tous les autres Angiospermes » (MESTRE, 1967). Le système de « cordons corticaux » des Loranthacées qui a parfois été rapproché des « bras » des Balanophoracées (SOLMS LAUBACH, 1868) en diffère nettement, comme ontogénie et comme structure, d'après les travaux plus récents, discutés par KUIJT (1969) et SALLÉ (1975). Le « protocorm » reconnu par TAYLOR (1964) dans les Utriculaires ne semble pas avoir fait l'objet d'études morphogénétiques précises et, quoiqu'en pense CROIZAT (1968) pour le groupe « *Avesicaria* » au moins, son homologation au protocorme des Tristichacées reste à prouver, d'autant plus que seule la partie épicotylédonaire se développerait chez les Utriculaires (KUMAZAWA, 1967). Notons que les Utriculaires ont un appareil végétatif totalement « anormal » et non descriptible correctement en catégories tels qu'on les reconnaît pour les Angiospermes.

Ce n'est qu'avec de profondes réserves que l'on peut évoquer au sujet de ce protocorme les tubercules épicotylédonaires non ramifiés de certains *Peperomia* (HILL, 1906, 1907) et, à plus forte raison, les bourgeons hypocotylaires d'origine épidermique que l'on rencontre dans de nombreuses familles végétales (CHAMPAGNAT, 1961), ou diverses excroissances répertoriées par CROIZAT (1960 : 1096-1149). Mais les « racines latérales » très particulières décrites dans deux *Rhexia* (Mélastomatacées) et produisant à partir de bourgeons endogènes la totalité de la plante feuillée pérennante (HOLM, 1907-1925) seraient à réétudier.

On sait que plusieurs Hélobiales (Alismatiflores) ont des embryons dont la base hypocotylaire s'enfle considérablement, ce qui les a fait rapprocher des Lycopodiales (MESTRE, 1967). Ces bases, à notre connaissance, restent parenchymateuses (« macropodous condition »

de DAHLGREN & CLIFFORD, 1982) et ne portent jamais de feuille ni de bourgeon quel qu'en soit le type, ni de racine. La « coléorrhize » connue dans quelques Myrtacées (BRIOSI, 1882 ; BARANOV, 1957), d'origine hypocotylaire, ressemble beaucoup à ces renflements basaux des Hélobiales et peut même prendre un aspect thalliforme. Cependant, là aussi, la « coléorrhize » reste parenchymateuse et ne produit aucun bourgeon. Par contre le « germ tube » se formant aux dépens de l'embryon indifférencié des *Cistanche tubulosa* (Orobanchacées), en position moyenne et donnant des bourgeons endogènes qui constitueront toute la plante adulte (RANGASWAMY, 1967) pourrait être compris comme intermédiaire entre protocorme des Podostémiflores et coléorrhize des Myrtacées. Bien entendu, il ne s'agit que d'un rapprochement morphologique ne correspondant sans doute pas à une parenté réelle.

Le postulat d'une extrême réduction, peut-être de nature néoténique, pourrait conduire jusqu'à penser que la structure exceptionnelle des Lemnacées, dont le corps végétatif a été qualifié de thalle (CALDWELL, 1899), a quelque parenté avec le protocorme des Podostémiflores. Son origine latérale en position hypocotylaire sur un massif cellulaire allongé où ne se développent ni axe caulinaire ni racine, et la possibilité pour les Lemnacées de se ramifier par des « frondes », naissant dans des « poches » et donc d'origine endogène (GASPARRINI, 1856 ; DUTAILLY, 1878 ; LAWALRÉE, 1943 ; BRUNAUD, 1974), plaident pour cette vue très hypothétique, d'autant plus que la « spathelle » des Podostémacées n'est pas très éloignée physionomiquement de la « small vestigial membranous spathe » (CRONQUIST, 1981) des *Lemna*. Le « suçoir hypocotylaire » du *Welwitschia mirabilis* qui apparaît tardivement au cours de l'organogenèse au niveau du « collet » (MARTENS & WATERKEYN, 1964) pourrait être l'homologue d'un bras protocormial de Tristichacée.

Par contre il y a plus d'un siècle que TREUB (1884) a figuré les stades juvéniles de la croissance de *Lycopodium cernuum*. En morphologie externe sa plantule est indistinguable de celle des Tristichacées. Par ailleurs l'étage épibasal de l'embryon se développe latéralement en un massif allongé, pourvu de rhizoïdes et qui portera une pousse feuillée de type habituel : « a typical stem with normal leaves and adventitious roots » (EAMES, 1936). Ce massif, défini comme protocorme par TREUB, possède des feuilles particulières, les « protophylles » (BOWER, 1935 : 556). HOLLOWAY (1914) a montré que ces protophylles divergent des microphylles par leur absence de vascularisation. C'est un caractère que nous avions retenu en notant l'existence de feuilles épicotylaires et de feuilles trichomales dans l'*Indotristicha ramosissima*. Le protocorme de ce dernier, cependant, présente quelques différences d'avec ce qui existe dans les Lycophytes : il est pourvu d'une « coiffe » terminale, dont nous avons vu qu'il est très douteux qu'elle soit une vraie coiffe, et muni d'haptères. Aussi pensons-nous qu'il est prudent de ne pas les homologuer entièrement et d'accepter le concept de protocorme comme uniquement descriptif. Reste que le plan structural végétatif très inhabituel de l'*Indotristicha ramosissima* ressemble à celui de certains Lycophytes.

A la mauvaise saison, c'est-à-dire lors de la décrue des eaux, l'ensemble de cet appareil végétatif se dessèche et la plante semble totalement morte. Cependant dès que les restes secs et plus ou moins déchirés sont réimbibés par la remontée des eaux une régénération très importante a lieu. Chaque fragment du protocorme est capable de reprendre sa croissance et se comporte alors comme l'un des bras protocormiaux issus de la germination.

2. DALZELLIA CEYLANICA

Nous pouvons retracer la morphogenèse de l'appareil végétatif de *Dalzellia ceylanica* d'après les descriptions de WARMING (1891) (*sub nomina Lawia foliosa* et *Lawia zeylanica*), de WILLIS (1902) (*Lawia zeylanica*), de MUKKADA (1969), et d'après nos observations sur du matériel conservé en alcool (Fig. 4).

Les tout premiers stades sont identiques à ceux de *Tristicha trifaria* ou d'*Indotristicha ramosissima* : il se forme une plantule à deux cotylédons, sans racine, avec une demi-douzaine de feuilles épicotylédonaires. La différence essentielle réside en la brièveté de la partie hypocotylaire qui est plus large que haute, et en la forme en entonnoir à fond bombé de l'apex, les feuilles épicotylédonaires étant insérées sur le rebord supérieur, ce qui a des conséquences importantes sur la morphogenèse.

En effet l'extension latérale concerne la partie basale de la plantule, comme dans les cas précédents, mais aussi l'apex intercotylédonaire. Les bras latéraux sont à valeur double, protocormiaux dans leur partie topographiquement inférieure et caulinaires dans leur partie supérieure.

Cette dernière est rapidement revêtue de petites feuilles, les « feuilles dorsales » de WARMING, non vascularisées, d'une seule assise cellulaire et qui, à notre opinion, sont entièrement homologues des feuilles trichomales d'*Indotristicha ramosissima*. Par contre les « feuilles latérales », justement distinguées par cet auteur, ont une structure plus complexe, avec plusieurs assises de cellules et une nervure centrale (qui nous a paru posséder de la lignine) entourée d'une assise de grandes cellules claires. Cette structure est celle des cotylédons et il nous semble que ces feuilles latérales sont les homologues des feuilles épicotylédonaires d'*Indotristicha ramosissima* et de ses ramuli.

Tandis que s'allongent les ramifications latérales du *Dalzellia ceylanica*, l'apex épicotylédonaire, déformé de façon importante, continue à fonctionner et donne de nouvelles feuilles « latérales ». Tant que ce processus dure, la plante correspond au stade dénommé « *Lawia foliosa* ». Après un certain laps de temps, cependant, deux modifications se produisent de façon concomittante :

— l'apex épicotylédonaire cesse de produire des « feuilles latérales » ;

— les impetus mitotiques qui ont conduit à la formation des bras latéraux confluent tout autour de l'axe primaire originel.

Il se développe alors un ensemble très aplati, plus ou moins lobé, à apparence externe semblable à un thalle d'*Umbilicaria cylindrica* (L.) Del. avec, en position marginale, les restes des ramifications du type « *Lawia foliosa* ». Ces dernières se détachent lors de la sécheresse due à la décrue des eaux et l'ensemble plus ou moins discoïdal, formé en second lieu, persiste seul. C'est ce que l'on a distingué spécifiquement comme « *Lawia zeylanica* ». Si les modifications se produisent précocément, la forme résultante a été désignée comme variété *gardneriana* par WILLIS, si elles sont tardives la marge du « thalle » apparaît plus découpée : c'est la variété *parkiniana* de WILLIS. En réalité il s'agit seulement de stades de croissance avec de légères variantes quantitatives.

A partir de ce complexe protocormio-épicotylaire, se forment des pousses végétatives et des pousses florales.

Les « pousses végétatives », comme dans *Indotristicha ramosissima*, sont endogènes. Elles naissent assez profondément dans le complexe basal, 4 à 6 assises cellulaires en dessous de la surface topographiquement supérieure, et viennent au jour par la rupture, qui nous a paru purement mécanique, de ces assises. Elles restent très courtes et leur apex arrive à peine au niveau de la face supérieure du thalle. Un grand nombre (jusqu'à une cinquantaine) de feuilles, en une touffe très dense, y prend naissance. Elles sont à une seule assise cellulaire avec une file médiane de cellules plus allongées, et en tous points semblables aux « feuilles dorsales » de WARMING, auxquelles nous attribuons une valeur trichomale. Ces « pousses végétatives » sont l'équivalent des ramuli d'*Indotristicha ramosissima*. Comme eux, elles ont probablement valeur de « feuilles latérales » épicotylédonaires. Il est à noter, à l'appui de cette interprétation, que ces « pousses » ne sont axillées par aucune pièce. Topographiquement on remarque (fig. 2, pl. XI de WILLIS et nos observations), qu'elles sont toujours situées entre les nervures du complexe latéral, c'est-à-dire dans le prolongement des sinus entre les bras protocormio-épicotylédonaires. Cette position est évidemment favorable à leur assimilation aux « feuilles latérales ». WILLIS signale avoir rencontré « only very rarely indeed » des fleurs sur ces « pousses végétatives ». Pour notre part, comme WARMING, nous n'en avons observé qu'au voisinage immédiat d'une « pousse végétative » en position de pièce axillante (fig. 29 H de WARMING, 1891).

Les fleurs sont toujours isolées. Elles naissent près de la marge du complexe latéral, de façon endogène, et très profondément dans le thalle. En effet elles proviennent de la partie protocormiale du bras complexe, et, pour sortir à l'extérieur, traversent la partie topographiquement supérieure et ontogéniquement épicotylédonaire. Les pousses florales sont axillées, en direction transverse, par un ramulus, et du côté extérieur sont bordées par des feuilles latérales issues de la partie épicotylédonaire. Quand elles deviennent visibles en morphologie externe, on observe d'abord un accroissement localisé du thalle qui forme un mamelon densément recouvert de feuilles trichomales, entourant en cupule l'ébauche florale. L'ensemble est fortement dissymétrique, la marge de la partie supérieure, qui porte les feuilles latérales, étant entraînée par cette croissance. Le périgone floral de 3 pièces est recourbé en capuchon par dessus les pièces sexuées, mais ces pièces ne sont aucunement coalescentes et le schéma 8 de la planche XIII de WILLIS, repris dans tous les Traités de Systématique par l'intermédiaire d'ENGLER (1930) notamment, est erroné sur ce point de façon très fâcheuse car il figure ainsi une spathelle, formation caractéristique des Podostémées et des Lacidées, mais inconnue dans les Tristichacées. Nous n'avons pas observé de bractées membraneuses sur le pédicelle floral.

L'appareil végétatif de *Dalzellia ceylanica* présente ainsi une structure particulièrement anormale dont nous ne connaissons aucun équivalent dans les Trachéophytes. On peut cependant considérer qu'il dérive d'une architecture analogue à celle que nous avons vue dans *Indotristicha ramosissima*, plus primitif sur ce point.

3. WEDDELLINA SQUAMULOSA

Cette Tristichacée, qui ne se rencontre que sur le vieux bouclier des Guyanes, a une morphologie assez différente de celle d'*Indotristicha ramosissima*. Tout d'abord, à la

germination, au-dessus de 2 cotylédons du type habituel des Tristichacées, se forment quelques éléments épicotylédonaires à structure de ramulus. Ils ont été bien figurés par GRUBERT (1976, fig. 5). On note, qu'en plus des feuilles trichomales, ils portent des bouquets de pièces filiformes insérées sur un axe grêle, connues depuis GOEBEL (1891) comme organes branchiaux (« Kiemenorgane ») et homologuées par lui aux écailles de la pousse florale.

Un protocorme, dont on voit les tout débuts sur la figure 5 c de GRUBERT, se développe ensuite de la façon habituelle chez les Tristichacées. Il faut noter qu'on n'y a jamais observé de « coiffe » terminale (GOEBEL, 1891 ; WÄCHTER, 1897). Sa symétrie est bilatérale de façon nette et il est muni d'haptères sur 2 rangées à sa face topographiquement inférieure, souvent confluents en 2 ailes à leur base. Sur des bras protocormiaux différents se développent des pousses florales et des pousses végétatives, très dissemblables d'aspect. Les deux naissent en deux rangées latérales à la face topographiquement supérieure du protocorme et de façon endogène, ainsi que dans les autres Tristichacées ; mais les pousses feuillées, qui atteindront une grande taille (jusqu'à 60 cm), sont beaucoup plus distantes entre elles que les pousses florales qui ne dépasseront pas 5 ou 6 cm.

Les pousses feuillées sont axillées, en position transverse, par des feuilles à structure de ramulus qui semblent rapidement caduques et ne persistent qu'exceptionnellement quand les pousses sont assez développées pour être récoltées (*exsiccata Sastre 6201* et *Cremers 5949*). Ces ramuli diffèrent peu de ceux d'*Indotristicha ramosissima*.

La pousse feuillée est très densément munie d'organes divers qui rendent presque non analysables les pousses jeunes mais tout s'éclaire lorsque l'on considère la portion moyenne d'une pousse, assez âgée pour que la croissance intercalaire ait écarté les divers éléments et assez jeune pour que la caducité des organes foliacés ne les ait pas encore fait disparaître.

A chaque bifurcation on note l'existence de 3 écailles, beaucoup plus grandes que les autres qui sont dispersées sans ordre apparent, en position constante : l'une est en position axillante du rameau latéral et les deux autres, très légèrement plus hautes le long de l'axe porteur, encadrent la précédente. Bien que nous n'ayons jamais observé de vascularisation dans ces pièces, on ne peut manquer de noter qu'elles occupent exactement la position d'une feuille axillante et de ses stipules latérales dans les Dicotylédones habituelles.

Par ailleurs, sur deux orthostiques qui semblent dans le plan de ramification du système des rameaux feuillés, il existe de nombreuses rosettes de « branchies ». Un examen plus précis montre que :

— Ces « rosettes » sont, en réalité, insérées sur un axe très court mais constant ;

— elles sont toujours encadrées par 2 écailles de petite taille et de forme entière, et non à l'aisselle d'une écaille comme VAN ROYEN (1951) l'affirme.

La structure des rameaux est donc assez différente de celle observée dans *Indotristicha ramosissima*. Essayons-en une comparaison qui ne peut être qu'hypothétique (Fig. 6) :

— Les homologues des ramuli de l'*Indotristicha* seraient les grandes écailles axillant les rameaux latéraux du *Weddellina* bien qu'elles ne soient pas vascularisées. Ces écailles auraient alors une même valeur que les feuilles épicotylédonaires les premières parues et que les feuilles axillant, sur les bras protocormiaux, les pousses feuillées.

— Les « petites » écailles, en ordre dispersé sur les rameaux, seraient homologues des feuilles trichomales des autres Tristichacées. Cette homologie semble très probable.

— Les « branchies » filamenteuses seraient sans homologues dans les autres Tristichacées. Par contre, elles sont assez fréquentes dans les Lacidées. Dans une perspective darwiniste, on peut y voir un appareil destiné à augmenter la surface foliaire de ces plantes et donc leur assimilation chlorophyllienne (GOEBEL, 1891). Il semble que la position constante de l'insertion basale de ces touffes branchiales entre 2 « petites » écailles conduise à considérer que ces écailles-ci font partie intégrante de la structure branchiale. Sa partie médiane ramifiée évoque, par sa physionomie et sa structure, les paraphylles de certains Bryophytes.

La pousse florale, non ramifiée, est beaucoup plus simple. Elle porte de 4 à 10 écailles, entières et involutées, éventuellement à considérer comme bractées ; elles présentent un cordon axial de cellules allongées sans que nous ayons réussi à observer de trace de lignification. Leurs homologues sont très probablement les ramuli ou les « grandes écailles » des rameaux végétatifs de *Weddellina*, les bractées écailleuses de plusieurs autres Tristichacées (voir plus haut) et les ramuli d'*Indotristicha ramosissima*.

4. AUTRES TRISTICHACÉES

Il faut reconnaître que nous ne savons rien des premiers stades de la germination de *Tristicha australis*, *Indotristicha tirunelveliana*, *Malaccotristicha malayana*, et des trois autres *Dalzellia* asiatiques. La germination de *Tristicha trifaria* est absolument identique à celle d'*Indotristicha ramosissima*, à la seule exception, déjà notée (WARMING, 1881 ; GOEBEL, 1891 ; GAFFIER, 1932), d'une absence totale de « coiffe ».

Une fois les bras protocormiaux édifiés, toutes les Tristichacées se comportent de la même façon, celle que nous avons décrite dans *Indotristicha ramosissima*, à l'exception de *Dalzellia ceylanica* (voir plus haut). Toutes forment des haptères, mais seulement à la base des bras protocormiaux de l'*Indotristicha tirunelveliana* dont la partie distale ne se fixe pas au substrat et flotte librement, différence probablement de valeur assez faible. Elles possèdent des ramuli, qui, comme nous l'avons vu plus haut ne rentrent pas dans les diverses catégories d'organes habituellement utilisées par les systématiciens, et pour cela ont été décrits comme « leafy shoots » (SHARMA et al., 1974), « side shoots » (ASTON, 1973), « ramuli foliiferi » (DRANSFIELD & WHITMORE, 1970), « branches raméales fort courtes » (ST HILAIRE, 1824), « pinnules » (PERRIER, 1929), ou « branches habituelles » (CHAO, 1948), les « branches occasionnelles » correspondant aux rameaux véritables (nos branches).

Les écailles trichomales qu'ils portent proviennent, dans le seul cas où une étude de l'apex d'un ramulus a été faite (Fig. 6), du recloisonnement d'une cellule épidermique unique, — ce qui n'est pas le cas de leurs feuilles épicotylédonaires (CARIO, 1881, fig. 15) —, et confirme leur valeur différente.

Les branches, au sens défini plus haut, sont axillées par des ramuli, qu'elles soient florales ou végétatives. WARMING (1881-1901) dans son étude particulière du *Tristicha trifaria* (il faut mettre en synonymie ses *Tristicha hypnoides* et *Tristicha alternifolia*) a justement insisté sur cette superposition. Elle nous a paru constante dans les *Tristicha trifaria* (Fig. 5) et *Tristicha australis* dont nous avons observé plusieurs populations sur le terrain, comme dans les autres espèces, à l'exception de la subsp. *pulchella* du *Tristicha trifaria*. Dans cette sous-espèce, les pousses florales sont axillées par des pièces assez grandes, presque linéaires, souvent

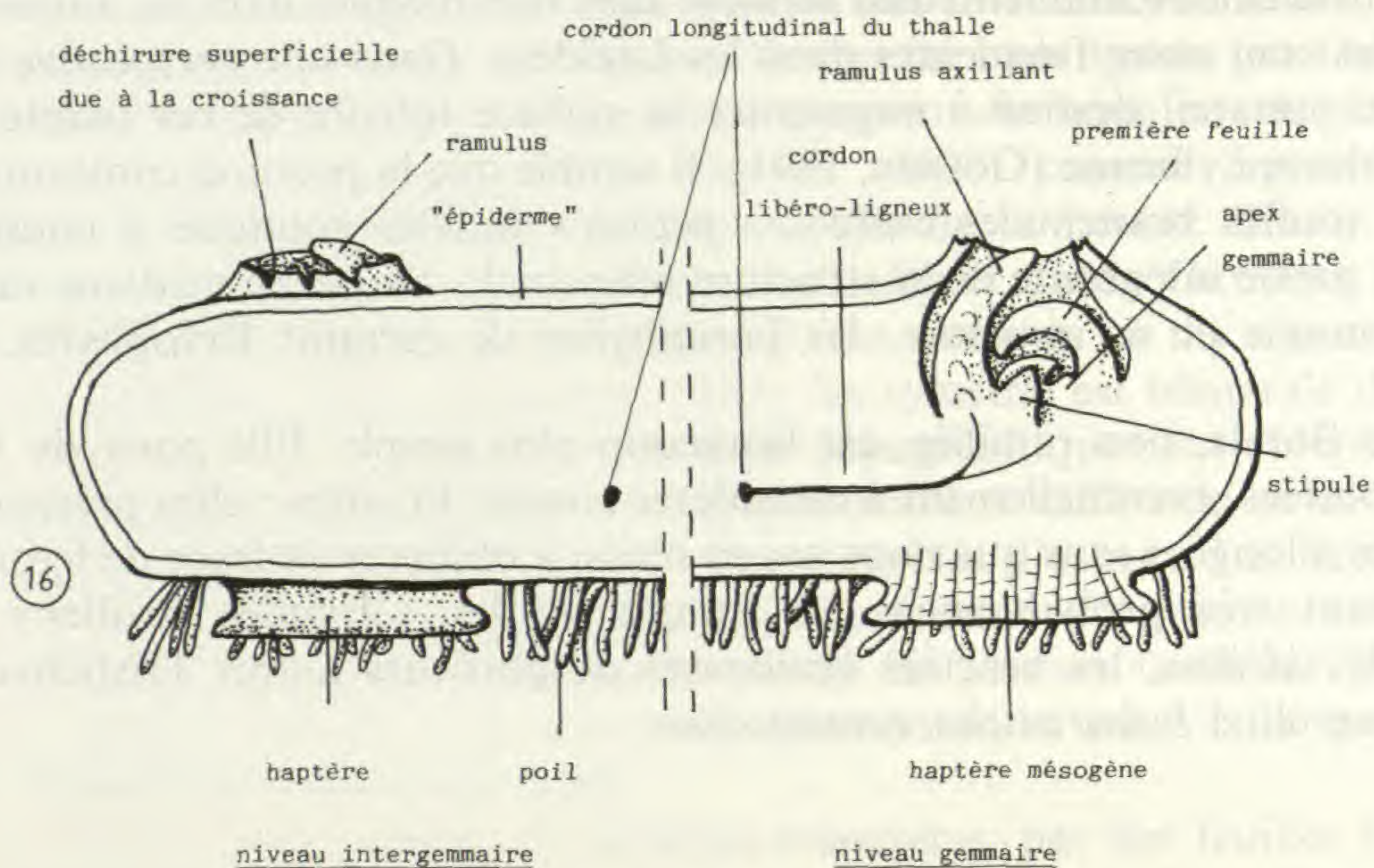


Fig. 5. — **16,** coupes transversales d'un bras protocormial de **Tristicha trifaria** aux niveaux gemmaire et intergemmaire (semi-schématique).

obscurément tridentées à leur extrême base et bien différentes des feuilles trichomales de cette espèce. Ces pièces sont manifestement homologues des ramuli.

Il nous faut insister sur la structure particulière du *Tristicha trifaria* (Fig. 6). Les ramuli nés directement sur les bras protocormiaux sont munis à leur base de 2 grandes écailles, « fait très facilement constatable » (GAFFIER, 1932), considérées comme stipules par PERRIER (1929) et GAFFIER.

Sur les branches axillées par ces ramuli basaux, dans quelques échantillons récoltés il y a plus d'un siècle *(Boivin 2363, Baron 3352)* les ramuli axillant les rameaux de la pousse feuillée sont accompagnés à leur base par deux autres ramuli en position « stipulaire », et dépourvus d'écailles. Dans environ 5 % des ramifications que nous avons examinées (plusieurs centaines) on observe deux écailles assez grandes à cet emplacement, décrites comme « 2 grandes stipules latérales » par PERRIER (1929). Dans la grande majorité des bifurcations, une seule de ces écailles est présente ; elle a été interprétée comme « Tragblatt » par JÄGER-ZÜRN (1970) qui en souligne la position très anormale et parle à son sujet de singularité (« Besonderheit »). Dans environ 10 % des cas, il n'existe aucune de ces écailles pas plus que de ramulus latéral. On peut observer facilement sur le même rameau la présence simultanée de deux ou d'une seule écaille latérale, par exemple sur le type même de l'espèce.

Il semble ne faire aucun doute qu'il y a complète homologie entre les ramuli latéraux et les écailles situées dans une position identique. Cette homologie est à mettre en parallèle avec celle que nous avons faite précédemment pour *Weddellina squamulosa* entre ramulus et écaille axillant les rameaux latéraux.

La pousse florale a la structure de celle d'*Indotristicha ramosissima* à l'exception des bractéoles florales. Dans l'*I. ramosissima* elles sont sous l'apect de ramuli, alors que dans les

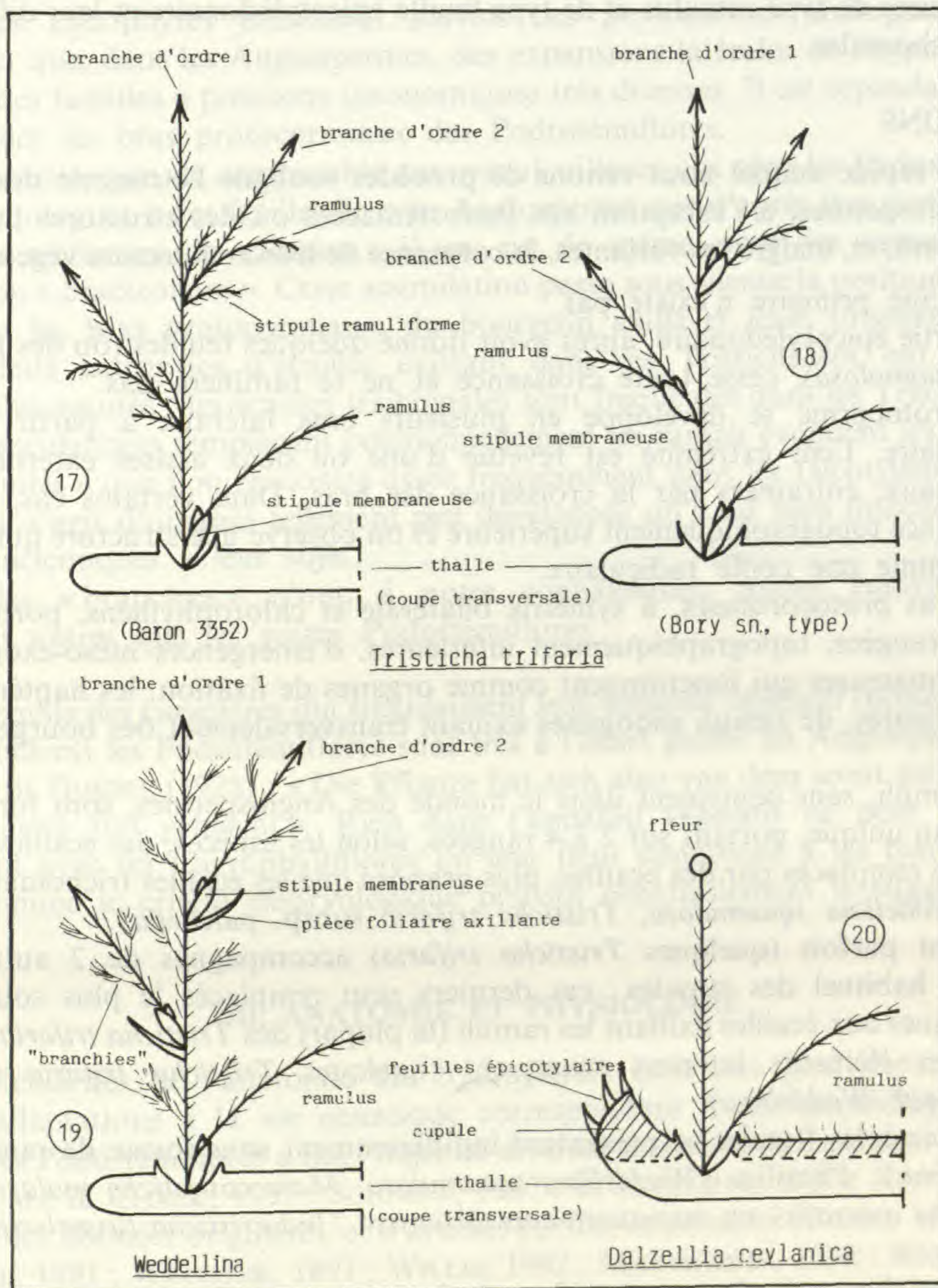


Fig. 6. — Schéma de la ramification de **Tristicha trifaria (17 et 18)**, de **Weddellina squamulosa (19)** et de **Dalzellia ceylanica (20)**, montrant les homologies entre pièces foliacées latérales.

Tristicha trifaria et *australis*, *Malaccotristicha malayana* et *Dalzellia sessilis* elles présentent l'apparence de feuilles épicotylédonaires dont nous avons vu qu'elles sont l'homologue des ramuli.

L'ensemble de ces comparaisons confirme la généralité de la structure décrite dans *Indotristicha ramosissima* chez les Tristichacées, à l'exception des cas particuliers de *Dalzellia ceylanica* et *Weddellina squamulosa*. Elles mettent aussi bien en évidence l'interchangeabilité

entre les structures de type ramulus et de type feuille épicotylédonaire et leur différence d'avec les feuilles trichomales.

5. CONCLUSIONS

L'examen rapide auquel nous venons de procéder souligne l'étrangeté des Tristichacées parmi les Angiospermes, à l'exception des Podostémacées où des structures homologues ou analogues existent, et, malgré ses variantes, la constance de leur architecture végétative (Fig. 6) :

— La racine primaire n'existe pas.

— La partie épicotylédonaire, après avoir donné quelques feuilles (ou des ramuli pour le *Weddellina squamulosa*), cesse toute croissance et ne se ramifiera pas.

— Un protocorme se développe en plusieurs bras latéraux à partir de la région hypocotylédonaire. Leur extrémité est revêtue d'une ou deux assises externes de la zone hypocotylédonaire, entraînées par la croissance des bras. Dans certains cas, ces assises se déchirent à la face topographiquement supérieure et on observe une structure qui a souvent été interprétée comme une coiffe radiculaire.

— Ces bras protocormiaux, à symétrie bilatérale et chlorophylliens, portent 4 rangées d'organes : 2 rangées, topographiquement inférieures, d'émergences méso-exogènes entièrement parenchymateuses qui fonctionnent comme organes de fixation, les haptères ; 2 rangées latérales, supérieures, de ramuli endogènes axillant transversalement des bourgeons eux aussi endogènes.

— Les ramuli, sans équivalent dans le monde des Angiospermes, sont formés d'un axe avec un faisceau unique, portant sur 2 à 4 rangées, selon les espèces, des écailles trichomales ; ils peuvent être remplacés par des écailles, plus grandes que les écailles trichomales, à position constante *(Weddellina squamulosa, Tristicha trifaria* subsp. *pulchella)*.

— Ils sont parfois (quelques *Tristicha trifaria*) accompagnés de 2 autres ramuli, à l'emplacement habituel des stipules ; ces derniers sont remplacés le plus souvent par des écailles, identiques aux écailles axillant les ramuli (la plupart des *Tristicha trifaria, Weddellina*). En général ces éléments latéraux manquent (quelques *Tristicha trifaria* et les autres Tristichacées sauf *Weddellina*).

— Les bractéoles florales se présentent indifféremment sous forme de ramuli *(Indotristicha ramosissima)*, d'écailles *(Weddellina squamulosa, Malaccotristicha malayana, Dalzellia sessilis, Tristicha australis)* ou manquent complètement *(Indotristicha tirunelveliana, Dalzellia spp.)*.

— Les branches endogènes se ramifient de façon monopodiale, évidente quand on tient compte des ramuli et des écailles homologues.

— Dans le seul genre *Weddellina* des « branchies » sur 2 rangées longitudinales, chacune encadrée par 2 petites écailles, semblant à valeur trichomale, ornent les feuilles et les rameaux.

— *Dalzellia ceylanica*, apparemment très différent des autres Tristichacées, a cependant le même plan structural. Il diffère par une extension plus grande de la zone de croissance qui englobe, en hauteur, la région épicotylédonaire, et secondairement, en direction tangentielle, par une coalescence des bras protocormiaux, ce qui donne une structure discoïdale. De plus, les bourgeons sont abrités dans des cupules se formant à partir de la face topographiquement supérieure des bras protocormiaux, à valeur épicotylédonaire.

Si l'on compare ce plan structural avec celui des autres Trachéophytes, on constate :

— que les Lycophytes présentent parfois des protocormes analogues à ceux des Tristichacées et que, dans les Angiospermes, des expansions latérales de l'hypocotyle existent çà et là, dans des familles à positions taxonomiques très diverses. Il est cependant très difficile de leur assimiler les bras protocormiaux des Podostémiflores.

— qu'il n'existe rien de comparable aux ramuli ailleurs que chez les Podostémiflores. On ne peut les homologuer à des feuilles de type Angiosperme que d'après leur position constante comme pièces axillantes de rameaux ; il en est de même pour les ramuli en position « stipulaire » ou « bractéolaire ». Cette assimilation passe sous silence la position constamment transverse, sur les bras protocormiaux, du bourgeon axillé et leurs origines endogènes.

— que deux catégories d'écailles existant dans les Tristichacées ont peut-être des homologues plus assurés : les écailles trichomales sont fréquentes dans les Trachéophytes ; les écailles non vascularisées remplaçant positionnellement les ramuli évoquent les stipules ou les bractées « réduites » que l'on rencontre assez fréquemment dans les Dicotylédones (Brassicacées...), mais il s'agit d'organes tellement peu développés qu'il est bien difficile d'assurer des homologies quelconques à leur sujet.

— que les « branchies » n'ont, à notre connaissance, aucun équivalent dans les Trachéophytes autres que les autres Podostémiflores.

Par l'ensemble des caractères qui singularisent leur appareil végétatif (protocorme, ramuli, haptères, branchies) les Podostémiflores sont très à l'écart parmi les Angiospermes actuelles. Comme l'a écrit Goebel (1928) : « Die Pflanze hat sich also von dem sonst geltenden Schema der Organbildung frei gemacht ». Rien dans l'appareil végétatif ne peut confirmer leur rapprochement avec les Caryophylliflores où leur fleur conduirait à les placer, ni avec les Rosiflores, comme le critère embryologique pouvait éventuellement le suggérer.

III. ANATOMIE ET PHYSIOLOGIE

Les particularités de l'anatomie des hydrophytes sont très généralement interprétées comme des adaptations à la vie aquatique correspondant à une physiologie particulière. L'anatomie des Podostémiflores a fait l'objet de diverses synthèses (Solereder, 1908 ; Engler, 1930 ; Metclafe & Chalk, 1957 ; Schnell, 1967 ; Sculthorpe, 1967 ; Van Steenis, 1981) souvent avec des données originales, et d'articles parfois importants (Cario, 1881 ; Warming, 1881 ; Goebel, 1891 ; Wachter, 1897 ; Willis, 1902 ; Matthiesen, 1908 ; Went, 1910, 1912, 1924, 1926 ; Chodat & Wischer, 1917 ; Gaffier, 1932 ; Steude, 1935 ; Jäger-Zürn, 1970 ; G. Cusset, 1975). De ces études et de nos propres observations, nous pouvons retenir les points suivants :

— Il n'y a pas de lacune intercellulaire et seulement de rares méats (Schnell, 1967) dans les Tristichacées. Les seuls espaces intercellulaires connus dans les Podostémiflores existent dans les genres à fleur évoluée, *Apinagia* et *Rhyncholacis*. Il s'agit là d'une particularité très singulière pour des plantes aquatiques, « the system of air-filled lacunae » (Sculthorpe, 1967) étant considéré comme essentiel pour « aeration and respiration in submerged organs » (Sifton, 1945, 1957). Par contre, ainsi qu'il est habituel pour les plantes aquatiques, les Tristichacées ne sont pratiquement pas cutinisées. Nos essais de coloration avec le Soudan IV ont été négatifs. Parallèlement Pannier (1960) a prouvé que *Tristicha trifaria* a une

consommation en oxygène exceptionnelle « the highest value ever measured in aquatic plants ». L'absence d'espace intercellulaire empêche cependant que l'oxygène « tends to come out of solution and accumulate in the intercellular spaces » (SCULTHORPE, 1967), les lacunes aérifères servant de réservoir à oxygène (CONWAY, 1940 ; LAING, 1940). Les Tristichacées sont donc, de ce point de vue, à considérer dans l'interprétation classique des hydrophytes comme particulièrement mal adaptées à la vie aquatique. « Leur aération est assurée par l'agitation de l'eau et par la minceur de leurs organes, la petitesse générale de leurs appareils » (CHODAT, 1936).

Depuis ARENS (1936) on sait que les hydrophytes se procurent le carbone nécessaire à partir de 2 sources : le dioxide de carbone libre et les bicarbonates dissous dans le milieu. PANNIER (1960) a étudié cette question pour *Tristicha trifaria*. Il résulte de ses travaux que *Tristicha* est incapable d'obtenir du dioxide de carbone à partir des bicarbonates, et il en est de même pour les Podostémacées examinées.

Ce comportement physiologique est très étrange. RUTTNER (1953, 1962) a classé les autotrophes en 2 groupes : le premier comprend les plantes aériennes et les bryophytes aquatiques ne pouvant utiliser que le dioxide de carbone libre et le second les trachéophytes aquatiques et les algues, capables de se servir simultanément du dioxide de carbone libre et des bicarbonates. A ce point de vue, les Podostémiflores se comportent non comme des trachéophytes hydrophytiques, mais comme des plantes aériennes ou des bryophytes aquatiques.

Une autre particularité des Podostémiflores est l'existence, à l'intérieur des cellules, d'éléments conchoïdaux d'opale, silice amorphe avec de l'eau d'absorption, habituellement dénommés concrétions siliceuses ou « silica-bodies ». Ces éléments sont parfois très ramifiés avec des bras qui atteignent et même repoussent la paroi dans les cellules âgées. Il ne nous a pas paru qu'ils prennent naissance de façon pariétale et nous rejoignons là des observations de CARIO (1881), et non l'opinion de WARMING (1881). Ils sont particulièrement nombreux dans l'assise sous-épidermique du protocorme (GAFFIER, 1930, fig. 30). Cependant comme SCHNELL (1967) nous les avons aussi rencontrés en abondance en position plus interne le long des faisceaux, en localisation « péristélique ».

Traditionnellement, depuis WARMING (1881) on y voit une « véritable cuirasse ». Cette opinion nous paraît moins assurée qu'on ne le dit d'ordinaire. Il est difficile de voir comment une rigidité quelconque pourrait être apportée par des grains d'opale, non reliés les uns aux autres et non attachés, pour la quasi-totalité, aux parois cellulaires. Bien au contraire, ce véritable sable interne, dans des tissus violemment agités par le flux des cascades ou des rapides, nous semble un élément concourant à la dilacération de ces tissus. Leur présence ne nous paraît pas être le résultat d'une adaptation darwinienne, mais bien plutôt à lier à la physiologie de ces plantes : « elle gagnerait à être étudiée en relation avec leur métabolisme et avec la composition des eaux où elles vivent » (SCHNELL, 1967). Sur ce dernier point remarquons que la distribution géographique des Tristichacées montre de façon évidente qu'elles n'existent absolument pas dans des régions calcaires ou marneuses où les eaux fluviales sont chargées en ions alcalins. Peut-être faut-il rapprocher cette accumulation interne en silice et leur impossibilité d'utiliser les bicarbonates de leur caractère de silicoles strictes. Cependant des grains de silice amorphe, semblant tout-à-fait comparables, existent dans diverses familles de Commelinales (TOMLINSON, 1969) et dans les Chrysobalanacées (METCALFE & CHALK, 1950), où on ne saurait les lier à une physiologie d'hydrophyte.

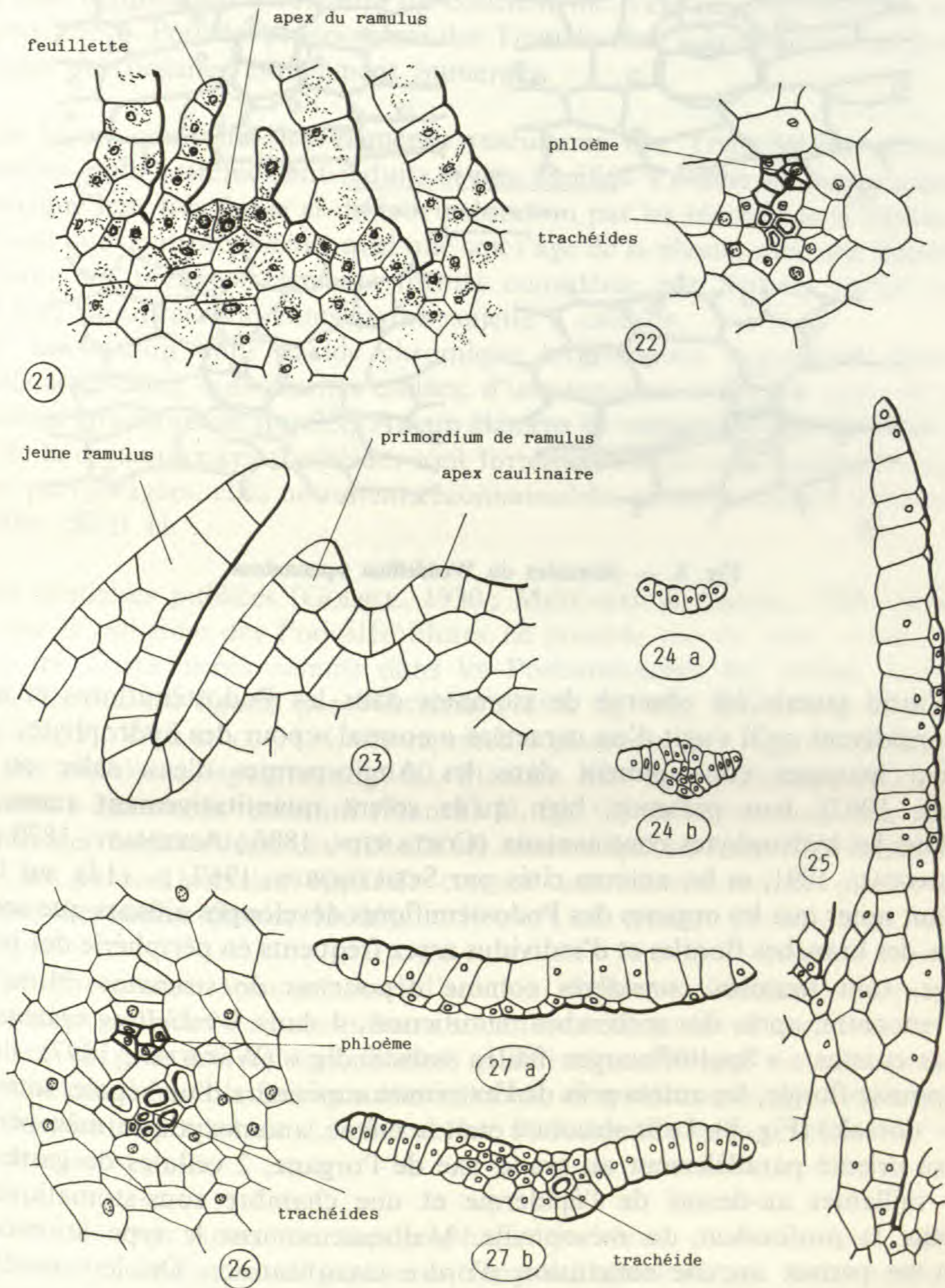


Fig. 7. — Anatomie de **Tristicha trifaria** : **21,** coupe longitudinale de l'apex d'un ramulus ; **22,** coupe transversale de la région médiane d'un ramulus ; **23,** coupe longitudinale de l'apex d'une branche, d'après CARIO, 1881 (*sub nomen Tristicha hypnoides*) ; **24,** coupes transversales d'une jeune écaille vascularisée ; **25,** coupe longitudinale d'une écaille non vascularisée ; **26,** coupe transversale du centre d'une écaille vascularisée âgée. (Les indices a et b désignent respectivement le tiers supérieur et le tiers inférieur de la pièce).

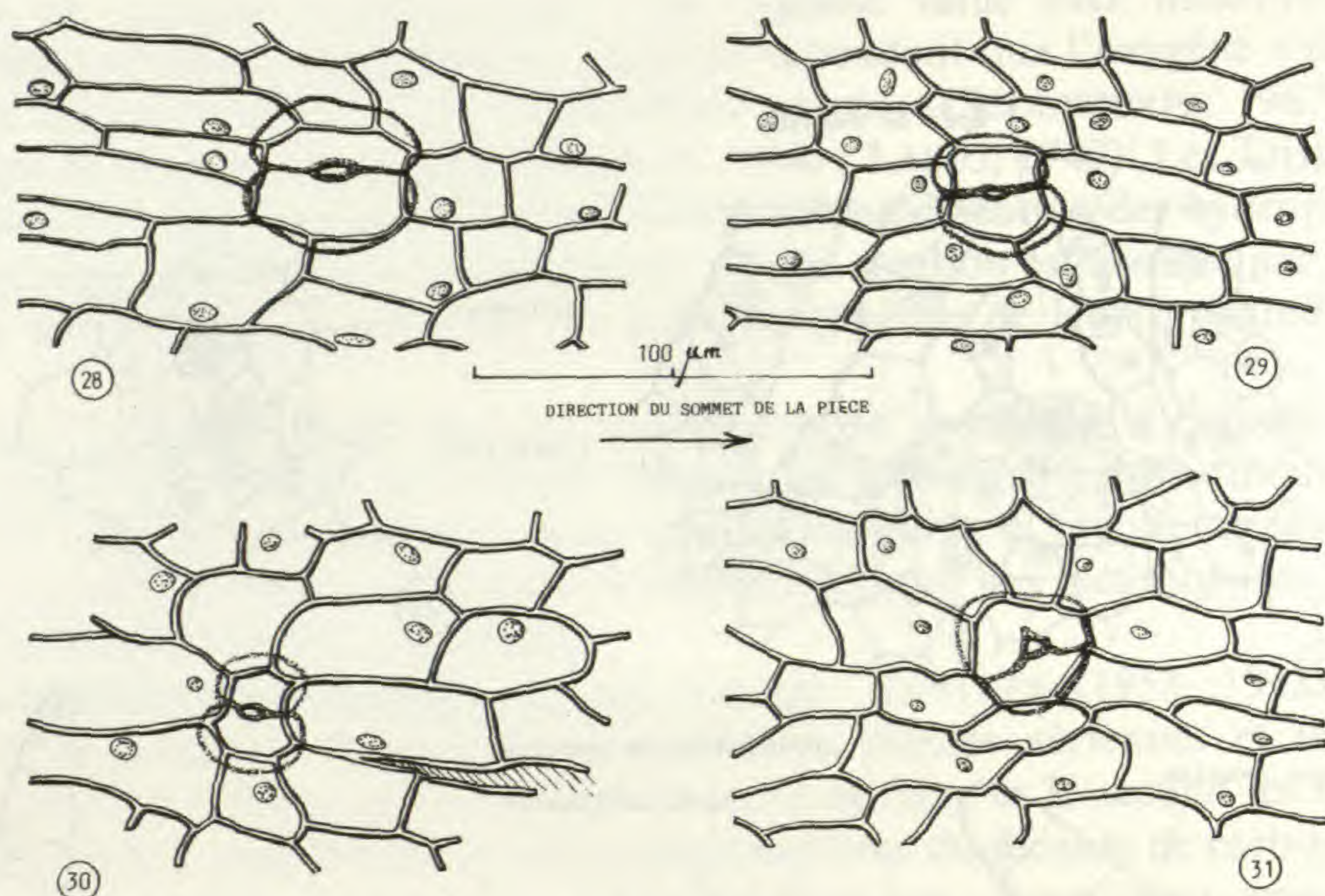


Fig. 8. — Stomates du **Weddellina squamulosa.**

— Il n'avait jamais été observé de stomates dans les Podostémiflores et les auteurs modernes considèrent qu'il s'agit d'un caractère « normal » pour des hydrophytes. En réalité, s'ils semblent manquer constamment dans les Angiospermes d'eau salée ou saumâtre (Sculthorpe, 1967), leur présence, bien qu'ils soient quantitativement rares, est quasi constante dans les hydrophytes continentaux (Costantin, 1886 ; Askenasy, 1870 ; Borodin, 1870 ; Sauvageau, 1891, et les auteurs cités par Sculthorpe, 1967, p. 114), sur les organes aériens. Il faut noter que les organes des Podostémiflores développés ailleurs que sous l'eau, ce qui est le cas des branches florales et d'individus assez fréquents en périphérie des populations, au contraire, sont toujours considérés comme dépourvus de stomates. Nous en avons cependant rencontré, après des recherches minutieuses, 4 dans *Weddellina squamulosa* où ils n'étaient pas connus : « Spaltöffnungen fehlen vollständig » (Wächter, 1897), l'un sur une bractée de pousse florale, les autres près de l'extrémité supérieure d'un sépale, tous 4 à la face abaxiale (= dorsale) (Fig. 8). Leur structure était la même, anomocytique, mésopérigène, avec le grand axe orienté parallèlement au grand axe de l'organe, 2 cellules de garde arrondies, légèrement saillantes au-dessus de l'épiderme et une chambre sous-stomatique occupant presque toute la profondeur du mésophylle. Malheureusement le type anomocytique est fréquent et ne permet aucune conclusion d'ordre classificatoire. On le considère comme primitif (Guyot, 1985). Les stomates que nous avons observés sont pratiquement identiques à ceux des *Anthoceros* (Bower, 1935, fig. 8 ; Goebel, 1928, fig. 656).

— La lignification des cellules des Tristichacées n'est pas rare. Pratiquement toutes les stèles importantes, du protocorme et de la hampe florale, sont entourées d'une gaine lignifiée (Schnell, 1967, fig. 6 ; Willis, 1902, Pl. IX, fig. 1 ; Pl. XIII, fig. 4 ; Wächter, 1897, fig. 10).

D'après WENT (1924, 1929) il s'agirait, pour les pédoncules floraux de deux Podostémacées, de gaines de collenchyme qui se lignifieraient quand les pédoncules émergent à la descente des eaux. Un telle lignification secondaire du collenchyme n'est pas rare dans les Angiospermes (DUCHAIGNE, 1955). Pour les protocormes des Tristichacées, il faut insister sur le fait qu'elle se produit dans des organes entièrement immergés.

— De façon contraire, les éléments vasculaires des Tristichacées, comme ceux des Podostémacées, sont extrêmement réduits et peu lignifiés. Comme les autres auteurs, nous en avons remarqué leur très faible et difficile coloration par les réactifs de la lignine. Il ne s'agit probablement que de protoxylème, quel que soit l'âge de la plante, avec une importante lacune de résorption des premiers éléments formés considérée par STEUDE (1935) comme canal aérifère. Cette interprétation nous paraît sujette à caution.

Après macération dans l'acide chromique les éléments vasculaires observables sont toujours des trachéides, à extrémités effilées, d'une longueur comprise entre 90 et 250 µm, à ornementation annulaire ou spiralée. Aucun élément de vaisseau n'a pu être mis en évidence. Au cours de la croissance ces trachéides sont fortement étirées (« stretching » d'ESAU, 1965*a*), et, dans les parties âgées, elles ne restent reconnaissables qu'aux anneaux déformés de lignine rencontrables çà et là.

— Les synthèses publiées (GOEBEL, 1930 ; METCALFE & CHALK, 1957 ; SCHNELL, 1967) affirment que le phloème des Podostémiflores ne possède pas de tubes criblés. En réalité il existe dans les Tristichacées comme dans les Podostémacées des cribles, rares, mais bien caractérisés. Ils ont été figurés par WÄCHTER (1897, fig. 10), ROMANO & DWYER (1971) et G. CUSSET (1975), WARMING (1881) les représente plusieurs fois (fig. 16 et 19, Planche III), ainsi que des cellules compagnes (fig. 20, Planche XI ; fig. 9, Planche XII ;...).

WARMING a également remarqué (Planche II, fig. 19) du « liber mou avec pores distincts sur les parois des tubes criblés, cas qui n'a été observé qu'une fois ». L'existence possible de pores sur les parois latérales apparaît comme une caractéristique primitive pour des Angiospermes herbacées (ESAU, 1965*b*).

— Une importante accumulation d'amidon s'observe facilement à peu près dans n'importe quel organe des Podostémiflores sous forme de grains arrondis de 10 à 20 µm de diamètre, avec un gros hile central. COMBES (1946) a montré que dans les hydrophytes les « tissus sont moins riches à la fois en sucres solubles, en amidon et en glucides membranaires » que dans les plantes terrestres. Là encore les Podostémiflores se comportent comme des plantes aériennes.

Au point de vue anatomie topographique les bras protocormiaux des *Tristicha*, *Indotristicha* et *Weddellina* sont parcourus longitudinalement par deux cordons ligneux, proches mais jamais confondus. La totalité de ce xylème provient des feuilles latérales (ou des ramuli) et de leurs bourgeons axillaires qui émettent de petits faisceaux orthogonaux à la marge du bras, puis confluant longitudinalement. Ainsi il n'existe, à notre connaissance, aucune vascularisation propre au bras protocormial *sensu stricto*. Dans une Podostémacée, *Thelethylax minutiflora* (G. CUSSET, 1975) nous avions rencontré un fait identique. Corrélativement le « départ » des traces foliaires et gemmaires des cordons longitudinaux se produit sans

création de brêches foliaires et gemmaires. On ne peut cependant déduire de cette absence seule que les bourgeons raméaux ou même les feuilles latérales ou les ramuli ont valeur de microphylle.

Dans le *Dalzellia ceylanica* la partie protocormiale du bras complexe (voir plus haut) présente exactement la même structure. Cependant à la vascularisation des feuilles latérales issues de sa partie épicotylédonaire correspondent des traces foliaires de faible diamètre, à lignification peu marquée et à protoxylème à épaississements en anneaux très espacés. La figure 1 de la planche XI de Willis (1902) montre l'un de ces faisceaux à un emplacement sans anneau lignifié. Son interprétation : « it consists of a few small cells of which the upper are apparently of phloem nature, the lower xylem » est parfaitement correcte.

Chaque fois que le phloème a pu être reconnu sans ambiguïté dans les « thalles » des Podostémiflores il a constamment été vu en position superposée au xylème. Aucune observation n'y est contraire. Cette superposition est un argument de poids pour ne pas assimiler les bras protocormiaux à des racines et il paraît surprenant que personne ne l'ait relevé jusqu'à présent. A tout prendre, l'interprétation par Tulasne (1852) de ces bras comme rhizomes avait plus d'arguments pour elle.

Dans le seul genre *Weddellina* chez les Tristichacées, mais aussi dans plusieurs genres de Podostémacées (Goebel, 1930), on observe dans les bras protocormiaux de longs canaux bordés de petites cellules allongées et renfermant un liquide visqueux, jaunâtre à l'état frais d'après Wächter (1897) et qui n'a pas été étudié. Ces canaux schizogènes semblent non ramifiés.

En contraste avec la structure fortement bilatérale des bras protocormiaux, les branches feuillées ou florales et les pédicelles floraux présentent une allure centrique quand ils sont adultes. Une opportune discussion de cet aspect a été faite par Schnell (1967) dans le cas général des Podostémiflores ; il en souligne la fréquence dans des hydrophytes appartenant à des groupes taxonomiquement éloignés et parfois indiscutablement évolués. Dans les ramuli et les branches très jeunes (Fig. 7) il semble cependant que la structure soit superposée. On pourrait peut-être envisager que la structure centrique des branches et des pédicelles âgés résulte de la coalescence des traces issues des feuilles ou des pièces florales. Ces traces, en effet, bien qu'assez longtemps isolées dans le pédicelle ou la branche où elles semblent le plus souvent, en coupe transversale, non lignifiées (« petites stèles » de Schnell, 1967), finissent par rejoindre le cordon axial où elles se fondent, sans brêche parenchymateuse.

Des recloisonnements cellulaires ne sont pas rares dans les branches. Ils sont parfois orientés (Wächter, 1897) et on peut penser à « a form of secondary thickening » (Metcalfe & Chalk, 1957), mais souvent ils ne semblent concerner que des îlots cellulaires et alors n'ont aucune orientation préférentielle visible (Schnell, 1967).

La structure des écailles est particulièrement simple. Les écailles trichomales ne montrent qu'une assise cellulaire. Les écailles à valeur de feuilles épicotylédonaires sont un peu plus complexes en ce qu'elles possèdent une nervure médiane faiblement lignifiée. Leur limbe a 4 à 5 assises à sa base, et 2 assises dont une assise dorsale de très petites cellules à son sommet (Fig. 7). Leur ontogénie est très différente.

L'apex d'un ramulus présente des cellules en position épidermique dont dérivent les écailles trichomales, chacune ne provenant que d'une cellule unique. Par contre les écailles à valeur de feuille proviennent du fonctionnement d'un apex caulinaire, réduit mais plus proche

de ce que l'on connaît habituellement dans les Angiospermes. Il est certain que l'assise sous-épidermique participe à leur ontogenèse. C'est là une différence importante qui appuie la différence d'interprétation que nous avons proposée plus haut sur d'autres critères. On notera qu'en dépit de l'absence de brêches foliaires et gemmaires, et de moelle, ces apex caulinaires ont une structure bien différente de celle des apex des Phanérogames hydrophytes à microphylles (LANCE & LOISEAU, 1960). C'est un autre argument pour ne pas voir des microphylles dans les ramuli ou les écailles à valeur de feuille épicotylédonaire des Tristichacées.

IV. CONCLUSION

Depuis longtemps les auteurs ont tenté de ranger dans la classification des Angiospermes, les Tristichacées et plus généralement les Podostémales. Les solutions proposées sont extrêmement variées. On les a placées dans 18 super-ordres au sens de DAHLGREN (1980) sur 31 reconnus [1] :

Magnoliiflores : (LINDLEY, 1830) ; (RICHARD, 1838) ; HALLIER, 1921.

Nymphéiflores : (LINDLEY, 1830) ; (MEISNER, 1838) ; (ENGLER, 1930) ; (JANCHEN, 1932) ; (PULLE, 1937) ; (CORNER, 1976).

Ranunculiflores : (LEONHARDT, 1951).

Caryophylliflores : BAILLON, 1887, 1888 ; VAN TIEGHEM, 1906 ; BESSEY, 1915.

Polygoniflores : (BENTHAM & HOOKER f., 1880).

Malviflores : (RICHARD, 1838) ; ENDLICHER, 1841 ; DIELS, 1936 ; FONTQUER, 1953.

Violiflores : (LINDLEY, 1836) ; (Ad. de JUSSIEU, 1848-1855) ; (ENGLER, 1930) ; (JANCHEN, 1932) ; (PULLE, 1937).

Théiflores : (LINDLEY, 1846) ; GARDNER, 1867 ; (BENTHAM & HOOKER f., 1880).

Rosiflores : EICHLER, 1866 ; WARMING, 1888, 1894, 1902 ; (WILLIS, 1901, 1902) ; WENT 1929 ; et liste citée plus bas pour les Saxifragales.

Podostémiflores : DAHLGREN, 1980.

Myrtiflores : (MEISNER, 1838).

Rutiflores : HEINTZE, 1927.

Santaliflores : (BEIJERINK, 1887).

Corniflores : (WILLIS, 1902, *a* et *b*) ; (HALLIER, 1908) ; HUTCHINSON, 1973.

Lamiiflores : THWAITES, 1864 ; HOOKER, 1890 ; CROIZAT, 1960.

Alismatiflores : (RICHARD, 1815) ; (MARTIUS, 1823) ; (BARTLING, 1830) ; (PRESL, 1830) ; SCHULZ, 1832 ; BONGARD, 1835 ; ENDLICHER, 1841.

Ariflores : (MARTIUS, 1823) ; GRIFFITH, 1838.

Commeliniflores : (RICHARD, 1815) ; KUNTH, 1822 ; ST HILAIRE, 1824 ; SPRENGEL, 1825-1830 ; LEMAN, 1828 ; (PRESL, 1830).

Cette énumération montre clairement plusieurs faits :

— Les différents critères employés ne permettent aucun consensus pour cet ordre. Aussi bien les très nombreux doutes exprimés que les positions extrêmement variées assignées aux Podostémales dans la classification en témoignent.

1. Le nom d'un auteur placé entre parenthèses indique qu'il a fait cette attribution avec doute.

— Avant la mise en évidence de la dicotylédonie de la plantule par BONGARD (1835) la tendance très générale était d'en faire des Monocotylédones.

— Après 1840, elles ont été définitivement considérées comme Dicotylédones (sur ce critère unique !) sans qu'un accord soit trouvé sur la position où les placer. Cette attitude est directement opposée à celle d'ADANSON (1763) : « Si l'orobanche, la cuscute et plusieurs autres plantes rapportées à des familles de plantes dicotulédones sont monocotulédones comme il y a beaucoup d'apparence et comme j'ai eu lieu de le constater... cela ne prouvera pas que ces plantes sont mal placées et doivent être mises naturellement dans des familles monocotulédones, mais seulement que cette partie de la fructification est dans le cas de toutes les autres qui, considérées isolément, ne peuvent servir pour fonder des systèmes généraux, parce qu'elles soufrent toutes des exceptions ». Est-il bien cohérent de suivre ce principe adansonien pour la plupart des espèces en cause, et de le rejeter pour les seules Podostémales, comme le font de nombreux auteurs ?

— Après 1935, la priorité a souvent été donnée au rapprochement fait par S. ROMBACH (1911) de façon hypothétique entre l'embryologie de certaines Saxifragacées et celle des Podostémacées *sensu lato*, telle qu'on la connaissait à l'époque. Cette solution de subordination à des critères embryologiques pourtant non totalement certains, a été suivie par WETTSTEIN (1933), MARIE-VICTORIN (1935), SKOTTSBERG (1940), GROSSHEIM (1945), MAHESWARI (1945), GUNDERSON (1950), VAN ROYEN (1951), PULLE (1952), GAUSSEN (1952), SOO (1953), NOVAK (1954), BOIVIN (1956), CRONQUIST (1957, 1981), BENSON (1957), VINOGRADOV (1958), EMBERGER (1960), ECKHARDT (1963), MELCHIOR (1964), HUTCHINSON (1973), THORNE (1976), TAKHTAJAN (1980), LEROY (1982), certains indiquant des doutes réels.

— Cependant, envisageant la totalité des caractéristiques des Podostémiflores, plusieurs auteurs ont considéré qu'il n'est pas possible d'assigner une place dans la classification des Angiospermes à ce super-ordre (Ad. DE JUSSIEU, 1848 ; WEDDELL, 1872 ; SACHS, 1874 ; BONNIER & LECLERC DU SABLON, 1936 ; FERNALD, 1950 ; MAC LEAN & IVIMEY-COOK, 1956 ; SCHNELL, 1967 ; SUBRAMANYAN & SREEMADAVAN, 1969 ; PHILIPSON, 1974, 1987 ; DAHLGREN, 1980 ; VAN STEENIS, 1981). AIRY SHAW (1973) estime que les Podostémacées sont « an exceptionally interesting family, perhaps preserved a number of " preangiosperm " features, both vegetatively and florally » et MANGENOT (1973) que « ce sont des plantes extrêmement étranges : leur appareil végétatif les distingue parmi l'ensemble des trachéophytes et leur appareil floral, très particulier, ne les rapproche d'aucune autre famille dicotylédonienne ». Ad. DE JUSSIEU (1835, 1837) allait jusqu'à écrire « il est douteux que ce soit des Angiospermes » et BUSCALIONI (1928) à les placer à côté des Psilophytales.

Dans quelle mesure l'étude que nous venons de faire permet-elle des conclusions ?

— La morphologie de la fleur, comme sa structure ovarienne, est très proche de celle des Molluginacées, mais avec une vascularisation très réduite.

— L'embryologie est profondément originale, suivant l' « Apinagia-type » de BATTAGLIA (1971), qui ne se rencontre dans aucune autre Angiosperme.

— La structure pollinique, pour autant qu'on la connaisse, ne permet aucune conclusion sur ce point.

— La caryologie est pratiquement inconnue.

— La plantule ne possède aucune racine primaire, pas plus qu'il ne se formera de racine secondaire ou adventive, les organes habituellement interprétés comme « racines » étant des

ramifications protocormiales de l'hypocotyle. A ce titre, les Tristichacées, et probablement toutes les Podostémiflores, sont arhizes.

— La totalité de la plante adulte provient de bourgeons endogènes régulièrement répartis sur les bras protocormiaux, axillés en position transverse par des éléments foliaires eux aussi endogènes.

— Les éléments foliaires comprennent : des ramuli, sans équivalent dans les autres Angiospermes, ou des écailles homologues peu ou pas vascularisées ; des écailles trichomales très fréquentes et bien développées ; des « branchies » filamenteuses, probablement à valeur trichomale elles aussi, dans le genre *Weddellina* comme dans des Podostémacées. On ne les trouve pas ailleurs que dans des Podostémiflores.

— Il existe exceptionnellement des stomates (face dorsale des sépales et bractéoles de *Weddellina*), qui n'avaient jusqu'à présent pas été observés.

— Le bois n'est constitué que de trachéides à anneaux de lignine difficilement colorable, espacés.

— Leur physiologie est à rapprocher de celle des Angiospermes terrestres ou des mousses aquatiques, par leur incapacité à utiliser les hydrogénocarbonates dissous dans l'eau.

— Corrélativement elles ne présentent pas de lacune aérifère.

— Des corps siliceux formés à l'intérieur des cellules sont abondants dans tous les tissus.

Si l'on ne considère que la morphologie florale, dans un système classificatoire strictement linnéen, il n'est pas d'autre solution que de ranger les Tristichacées au voisinage immédiat des Molluginacées, donc dans les Caryophylliflores. Ce classement passe sous silence les très importantes divergences montrées par l'embryologie, la morphologie et l'anatomie de l'appareil végétatif de ces plantes. Il paraît des plus hasardeux d'attribuer toutes ces différences, de grande amplitude, à la seule adaptation au milieu, d'autant plus que nous avons eu à souligner plusieurs fois que les Tristichacées ne présentent aucune des adaptations au milieu aquatique habituelles dans les Angiospermes, singularité déjà relevée par WILLIS (1914) dont les vues sur ce point ont été discutées par ARBER (1920).

Si l'on prend en compte la totalité des critères disponibles, par rapport au type moyen des Dicotylédones et des Monocotylédones et malgré les nombreuses variations présentées par ces classes, on a le tableau 2.

Pour les 17 caractères envisagés, les Tristichacées ont 2- (12) points communs avec les Dicotylédones, 0- (7) avec les Monocotylédones et 3- (10) éléments qui leur sont propres, les chiffres entre parenthèses tenant compte des caractères exceptionnellement ou rarement rencontrés dans les Dicotylédones ou les Monocotylédones. Il est à noter que les Monocotylédones et les Dicotylédones ont 7- (17) points communs et aucun caractère exclusif entre elles.

L'ensemble de ces critères ne permet donc pas de ranger les Tristichacées de façon certaine dans les Monocotylédones ou les Dicotylédones, l'existence de 2 cotylédons n'étant pas à elle seule un élément suffisant. La grande originalité de leur embryologie et de leur appareil végétatif interdit que l'on procède de façon assurée à ce classement.

Quatre solutions sont alors possibles :

TABLEAU 2 : Comparaison entre *Magnoliopsida*, *Liliopsida* et *Tristichaceae*.

	MAGNOLIOPSIDA	LILIOPSIDA	TRISTICHACEAE
Cotylédons	(1) 2 (5)	1 (2)	2
Racine primaire	souvent persistante parfois nulle	souvent fugace parfois nulle	nulle
Racines adventives	présentes	fréquentes	nulles
Bourgeons	en général exogènes	en général exogènes	endogènes
Bourgeons sériaux	en général superposés	en général collatéraux	superposés, mais collatéraux par rapport au plan feuille/bourgeon
Feuille développée	souvent type dicot. parfois écailles	souvent type monocot. parfois écailles	écailles
Ramulus	0	0	constant
Orientation feuille/bourgeon	longitudinale	longitudinale	transversale sur le protocorme, longitudinale sur les branches
Vascularisation	trachéides ou éléments de vaisseaux	trachéides ou éléments de vaisseaux	trachéides
Brêches foliaires	en général présentes	présentes	absentes
Brêches gemmaires	en général présentes	présentes	absentes
Protocorme vascularisé	exceptionnel	nul	constant
Cambium	intrafasciculaire ou nul	extrafasciculaire ou nul	nul ou recloisonnement extrafasciculaire ou en îlots
Préfeuilles	2 croisées ou 0	1 adossée ou 0	2 croisées ou 0
Fécondation	presque toujours double	presque toujours double	toujours simple
Embryologie	variée	variée	de type particulier
Physiologie des hydrophytes	type angiospermien		type bryophytique

— Comme DAHLGREN (1980) on peut les ranger à côté des autres Dicotylédones, comme super-ordre, ou comme « sub-classe » ainsi que PHILIPPSON (1974) semble le suggérer, sans affinités connues. Une telle attitude ne serait pas sans rappeler celle de DUCHARTRE, refusant en 1885 d'exclure les Gymnospermes des Dicotylédones « sur l'embryon di- ou plus rarement polycotylédoné..., ». Il y a presque autant d'arguments pour leur attribuer une place à côté des Monocotylédones, leur fleur pouvant, dans ce cas, rentrer dans le cercle de variations des Commeliniflores.

— Comme VAN TIEGHEM (1901, 1906) pour ses « Liorhizes dicotylées », on peut admettre qu'il y a lieu de créer une classe différente de celle des Dicotylédones et des Monocotylédones. La classe proposée par cet auteur ne repose que sur 2 caractères (coiffe radiculaire de type monocotylédone et embryon dicotylé) ce qui n'a pas paru suffisant aux auteurs ultérieurs pour

qu'ils la conservent. Dans le cas des Podostémiflores, les différences sont beaucoup plus nombreuses, touchent au plan structural (au sens des zoologistes) lui-même et les séparent simultanément des Dicotylédones et des Monocotylédones.

— Comme SCHNELL (1967), on peut supposer que « caractérisés par tout un ensemble de structures aberrantes qui les éloignent de la masse des Angiospermes actuelles, les Podostémacées *(sensu lato)* ne seraient-elles pas issues de lignées aquatiques très anciennes — elles-mêmes soit dérivées de groupes terrestres très anciens, soit même originellement aquatiques et descendant directement des hydrophytes que l'on imagine généralement avoir été à l'origine des plantes terrestres ? », cette dernière supposition étant analogue à l'opinion de WEDDELL (1872). En 1987, SCHNELL estime qu'elles sont « sans lien visible avec d'autres groupes angiospermiens ». L'observation que nous avons faite de l'existence de stomates, leur comportement physiologique de plantes aériennes et leur anatomie peu adaptée au milieu aquatique nous amèneraient plutôt à les voir provenant de trachéophytes terrestres de la plus grande ancienneté. ARBER (1920) les considère comme « a very old phylum... — and hence may be regarded as ancient lines which took to the water before they had diverged widely from the ancestral type — at a relatively early stage in the course of evolution of Angiosperms ».

— Comme Ad. DE JUSSIEU (1835, 1837) on peut penser qu'il « est douteux que ce soit des phanérogames ». On doit noter à ce propos que les Tristichacées ont une fleur de type parfaitement phanérogamique, à ovules bitegumentés enfermés dans un ovaire clos et à prothalle mâle très réduit, qu'elles possèdent des graines indiscutables, que le proembryon est nettement polarisé selon un plan longitudinal, bien que le pôle radiculaire reste totalement inhibé, et qu'aucun pied ne se développe et que leur ramification n'est jamais, à notre connaissance, réellement dichotome.

Bien qu'il n'existe pas de double fécondation dans les Tristichacées et que leur protocorme rappelle beaucoup celui de certains Lycopodes, il nous semble que l'ensemble des caractères conduit à les laisser dans les Phanérogames.

Nous choisissons, ce qui ne va pas sans une légère part d'arbitraire ou tout au moins d'idiosyncrasie, de considérer les Tristichacées comme des Angiospermes non assimilables entièrement aux Dicotylédones ou aux Monocotylédones, et issues de très anciennes plantes terrestres, peut-être à l'origine de l'ensemble Monocotylédones + Caryophyllideae reconnu par MEEUSE (1986) comme phylum distinct : « the conventional bisection into Dicots and Monocots must be abandoned ». Dans ce choix, nous ne pensons pas être réellement révolutionnaires, au stade actuel de nos connaissances : « the flowering plants still are subdivided primarily into Monocots and Dicots although modern authors appear to be increasingly dissatisfied with these two as equivalent natural groups » (KANIS, 1981). Cette opinion est proche de l'un des termes de l'alternative proposée par SCHNELL (1967). D'une façon plus générale, c'est la position que nous pensons devoir adopter pour les Podostémiflores en général, les Podostémacées possédant toutes les originalités des Tristichacées auxquelles il convient d'ajouter l'existence d'une « spathelle » entièrement close, et, pour les plus évoluées des Lacidées (BAILLON, 1887) des cryptes caulinaires fermées formant une protection supplémentaire des fleurs, structures sans analogues dans les autres Angiospermes. En anticipant sur un travail en cours, disons que les Tristichacées nous semblent être plus un niveau d'évolution qu'une famille naturelle.

Il nous reste à tirer les conséquences taxonomiques de cette opinion que nous avons mis plus de 20 ans à établir véritablement, et donc à créer formellement la classe des *Podostemopsida*.

PODOSTEMOPSIDA G. & C. Cusset, *classis nova*

*Herbae sive potius herbulae, annuae vel perennes, fluviatiles in monte devolutis torrentibus, plerumque tropicales vel subtropicales, radicis inopes. Protocormi brachia a latere crescentia ab hypocotylo sive ab hypocotylo cauleque, nonnumquam in thallo confluentia, gemmas endogenas in surculos adolescentes ferentia, hapteris inuncata. Polystelae brachiarum cauliumque fascium librum et lignum tantum tracheidarum habentium. Folia peculiares : « ramuli » dicta, vel fissae in pseudodichotomas sive pinnatas partes taeniae, vel subparallelinervia aut nervis ex disposito flabelli folia, interdum in axillis nervorum extraordinaris lobis munita, non raro stipulata, pauca legitime petiolata. Fieri potest ut res ramosissimae et parvulissimae « branchiae » dictae in caulibus foliisque existant. Gemmae axillares surculorum, protocormi brachiarum transverse contra folia. Nec foliaris, nec gemmalis hiatus. Caules in ramulos dichotome pluries divisi, paucos aut crebriores, interdum simplices, nonnumquam in thallo irregulariter coalescentes. Flores rite axillares aut quasi basilares, vel inflorescentiae cymosae aut spicatae, indefinitae. Flores hypogyni, corolla semper destituta, perigonio deciduo vel persistenti, aut nudi, regulares vel zygomorphi. Bracteolae duae suboppositae vel plures spiraliter vel nullae, aut spathella clusa (*Podostemaceae*). Perigonii verticillus completus sive incompletus (1-3-5 tepala) sive defectus absolutus in pluribus generis. Stamina alterna tepalis, libera vel basi tantum connata, saepe subelevata androphoro, introrsa vel extrorsa, verticillum completum sistensia aut pauciora unilateralia etiam plus minus monadelpha. Staminodia libera aut nulla. Stamina pollinifera 4 sporangiis et 2 thecis. Pollinis grana globosa vel ellipsoidea, binucleata, monatibus vel dyatibus, ad typa « tricolpus, zonocolpus, tricolporus, polyporus, inaperturatus » nominata pertinentia. Gynaeceum trimerum (*Tristichoideae*) vel dimerum. Carpidia in pistillum tri- vel bi-locularem aut septum abortu unilocularem coalescentia. Placentae axillares ex septorum tenuissimorum facie expansae, a tergo coalitae. Ovula plurima, vel in paucis generibus pauca, subsessilia, anatropa, tenuinucellata, 2 tegumenta habentia. Nec duplex fecundatio, nec albumen. Classis structura juveni embryonis distincte diversa, embryologia typis «* Dicraeia *» vel «* Apinagia *». Proembryo in exteriora foeminei gametophyti crescens. Capsula saepissime polysperma in tot valvas quot carpidia solvens, majoribus partibus placentarum persistentibus. Semina, testa mucosa, semper compressa et minutissima, funicolo fere destituta, chalaza apicali, hilo inconspicuo. Embryo rectus, dicotyleus, arhyzus, exalbumineus.*

Cette classe comprend le seul ordre des *Podostemales* constitué des familles des *Tristichaceae* et des *Podostemaceae*.

Dans un prochain article nous examinerons la répartition géographique et les tendances évolutives de ces plantes.

REMERCIEMENTS : Nous remercions tout particulièrement M. le Docteur JEUNE avec qui nous avons eu de fréquentes discussions sur la morphologie de cette très intéressante famille et M. le Professeur GUYOT pour ses indications sur les types stomatiques.

BIBLIOGRAPHIE CITÉE

ACCORSI, W. R., 1950. — Biology and ecology of the Podostemonaceae of the Piracicaba Fall. *Proceed 7th Intern. Bot. Congr. (Stockholm)* : 681-682.

ADANSON, M., 1763. — *Famille des plantes.* 2 vol., Vincent, Paris, CCCXXV + 190 + 640 p.

AIRY SHAW, 1973. — Podostemaceae. *In* WILLIS, J. C., *Dictionary of flowering plants*, ed. 6 : 925-926.

ARBER, A., 1920. — *Water plants.* Reprint 1963, Cramer, Weinheim, 436 p.

ARENS, K., 1936. — Photosynthese von Wasserpflanzen in Kalziumbikarbonatlösungen. *Jahrb. Wiss. Bot.* 83 : 561-566.

ASCHERSON, P. F. A., 1871. — Plantae phanerogamae marinae quas E. Beccari in Arch. Indico (1866-67) et in mari Aubro (1870) collegit enumeratae. *Nuovo Giorn. Bot. Ital.*, 3 : 299-302.

ASKENASY, E., 1870. — *Ueber den Einfluss des Wachstumsmedium auf die Gestalt der Pflanzen*, 30 p., 2 pl.

ASTON, H. I., 1973. — *Aquatic plants of Australia*. Melbourne Univ. press., Melbourne, 368 p.

BAILLON, H., 1887. — Remarques sur l'organisation et les affinités des Podostémonacées. *Bull. Mens. Soc. Linn. Paris* 81 : 644-648.

BAILLON, H., 1888. — Podostémacées. *In Histoire des plantes* 9 : 256-273.

BARANOV, P. A., 1957. — Coleorrhiza in Myrtaceae. *Phytomorph.* 7 (2) : 235-243.

BARTLING, E. G., 1830. — *Ordines naturales plantarum*. Dieterich, Goettingae, 498 p.

BATTAGLIA, E., 1971. — The embryo sac of Podostemaceae, an interpretation. *Caryologia* 24 : 403-420.

BATTAGLIA, E., 1980. — Embryological questions 2. Is the endosperm of Angiosperms sporophytic or gametophytic ? *Annali Bot.* 39 (1) : 9-30.

BEIJERINCK, M. W., 1887. — Beobachtung und Betrachtungen über Wurzelknospen und Nebenwurzeln. *Natuurk. Verh. Koningl. Akad. Amsterdam* 25 (3) : 1-150.

BENSON, L., 1957. — *Plant classification*. Boston, 688 p.

BENTHAM, G. & HOOKER, J. D., 1880. — *Genera plantarum* 3 : 105-115.

BESSEY, C. E., 1915. — The phylogenetic taxonomy of flowering plants. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 2 : 109-164.

BEZUIDENHOUT, A., 1964. — The pollen of the african Podostemaceae. *Pollen et Spores* 6 (2) : 463-478.

BOIVIN, B., 1956. — Les familles de Trachéophytes. *Contrib. nº 1467 Division Bot. Phytopath. Minist. Agricul.*, Ottawa, 17 p.

BONGARD, H. G., 1835. — Genera Lacis revisio. *Mém. Ac. Imp. St Petersbourg*, ser. 6, 3 (2) : 73-83.

BONNIER, G. & LECLERC DU SABLON, P., 1936. — *Cours de Botanique, Phanérogames*. Librairie générale de l'Enseignement, Paris, 1328 p.

BORODIN, J., 1870. — Ueber den Bau der Blattspitze eineger Wasserpflanzen. *Bot. Zeit.* 52 : 841-850, 1 pl.

BOWER, F. O., 1935. — *Primitive land plants* (Reprint 1959). Hafner, New York, 658 p.

BRIOSI, G., 1882. — *Sopra un organo finora non avvertito di alcuni embrioni vegetali*. Roma, 13 p.

BRUNAUD, A., 1974. — Organisation de la pousse végétative d'une Lemnacée, Spirodela polyrrhiza. *C.R.A.S. Paris*, 278 (D) : 1183-1186.

BUSCALIONI, L., 1928. — Omologie ed analogie tra le Podostemonaceae, le Psilofitali ed altri tipi arcaici. *Bol. Soc. Scienze Nat. Econom., Palerma* 9 (1) : 12-15.

CALDWELL, O. W., 1899. — On the life history of Lemna minor. *Bot. Gaz.* 27 : 37-66.

CARIO, R., 1881. — Anatomische Untersuchungen von Tristicha hypnoides. *Bot. Zeit.* 4 : 25-33, 41-47, 57-64, 73-82.

CHAMPAGNAT, M., 1961. — Recherches de morphologie descriptive et expérimentale sur le genre Linaria. *Ann. Sc. Nat. Bot.*, ser. 12, 2 (1) : 1-170.

CHAO, H. C., 1948. — Discovery of Podostemonaceae in China. *Contr. Inst. Bot. Nat. Acad. Peiping* 6 (1) : 1-17.

CHIARUGI, A., 1927. — Il gametofito femmineo delle Angiosperme nei suoi vari tipi di costruzione e di sviluppo. *Nuovo Giorn. Bot. Ital.* 34 : 5-133.

CHIARUGI, A., 1933. — Lo sviluppo del gametofito femmineo della Weddellina squamulosa. *C. R. Acad. Lincei (Roma)* 17 : 1095-1100.

CHODAT, R., sd. (1917). — *La biologie des plantes. I. Les plantes aquatiques*. Atar, Genève, 311 p.

CHODAT, R. & VISCHER, W., 1917. — *La végétation du Paraguay*, fasc. 2. Genève, 132 p.

CHOPRA, R. N. & MUKKADA, A. J., 1966. — Gametogenesis and pseudo-embryosac in Indotristicha ramosissima. *Phytomorph.* 16 : 182-188.

COMBES, R., 1946. — *La forme des végétaux et le milieu.* A. Colin, Paris, 222 p.

CONWAY, V. M., 1940. — Aeration and plant growth in west soils. *Bot. Rev.* 6 : 149-163.

CORNER, E. J. H., 1976. — *The seeds of Dicotyledons.* Cambridge, 2 vol., 311 p., 552 pl.

COSTANTIN, J., 1886. — Etudes sur les feuilles des plantes aquatiques. *Ann. Sc. Nat. Bot.*, ser. 7, 3 : 94-160.

CROIZAT, L., 1960. — *Principia Botanica.* Caracas, 1821 p.

CROIZAT, L., 1981. — Introduction raisonnée à la biogéographie de l'Afrique. *Mem. Soc. Broteriana* 20 : 1-452.

CRONQUIST, A., 1957. — Outline of a new system of families and orders of Dicotyledons. *Bull. Jard. Bot. Etat, Bruxelles* 27 : 13-40.

CRONQUIST, A., 1968. — *The evolution and classification of flowering plants.* Riverside studies in Biology, New York, 396 p.

CRONQUIST, A., 1981. — *An integrated system of classification of flowering plants.* Columbia Univ. Press, New York, 1262 p.

CUSSET, G., 1970. — Remarques sur les feuilles des Dicotylédones. *Boissiera* 16 : 1-210.

CUSSET, G., 1975. — Quelques traits remarquables de l'organisation du Thelethylax minutiflora. *C. R. 99ᵉ Congr. Soc. Sav.* (2) : 177-187.

CUSSET, C. & CUSSET, G., 1988. — Etudes sur les Podostemales : 9. Délimitations génériques dans les Tristichaceae. *Bull. Mus. Natn. Hist. Nat., Paris*, ser. 4, 10, sect. B, *Adansonia*, n° 2 : 149-177.

DAHLGREN, R. M. T., 1980. — A revised system of classification of the Angiosperms. *Bot. Journ. Linn. Soc.* 80 : 91-124.

DAHLGREN, R. M. T. & CLIFFORD, H. T., 1982. — *The Monocotyledons, a comparative study.* Academic Press, London, 378 p.

DIELS, F. L., 1936. — *Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien*, 11ᵉ ed., XLIII + 419 p.

DIELS, F. L., 1942. — Die Stämme des Pflanzenreichs. *In* BERTALANFLY, *Handbuch der Biologie*, Postdam, 4 : 268-426.

DRANSFIELD, J. & WHITMORE, J. C., 1970. — A Podostemacea new to Malaya : Indotristicha malayana. *Blumea* 18 (1) : 152-155.

DUCHAIGNE, A., 1955. — Les divers types de collenchymes chez les Dicotylédones, leur ontogénie et leur lignification. *Ann. Sc. Nat. Bot.*, ser. 11, 16 : 455-479.

DUCHARTRE, P., 1885. — *Eléments de Botanique*, ed. 3. Baillère, Paris, 1272 p.

DUTAILLY, G., 1878. — Sur la nature réelle de la « fronde » et du « cotylédon » des Lemna. *Bull. Soc. Linn. Paris* 19 : 147-149.

DUTAILLY, G., 1892. — Article « reproduction ». *In* BAILLON, H., *Dictionnaire de Botanique*, Hachette, Paris, 4 : 699-720.

EAMES, A. J., 1936. — *Morphology of vascular plants. Lower groups.* Mc Graw Hill, New York, 433 p.

ECKHARDT, J., 1963. — Zum Blütenbau der Angiospermen in Zusammenhang mit ihrer Systematik. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 76 : (38)-(49).

EICHLER, A. W., 1867. — Sur la structure de la fleur femelle de quelques Balanophoracées. *Act. Congr. Int. Bot. Paris* : 137-155, Baillère, Paris.

EICHLER, A. W., 1876. — *Syllabus...* Ed. 1, Schwer, Kiel, L + 36 p.

EMBERGER, L., 1960. — Les végétaux vasculaires. *In* CHADEFAUD, M. & EMBERGER, L., *Traité de Botanique* 2 : 1-1539, Masson, Paris.

ENDLICHER, S. L., 1841. — *Enchiridion botanicum.* Engelmann, Lipsiae, 763 p.

ENGLER, A., 1926. — Podostemonaceae africanae IV. Nebst Bemerkungen über die Stellung des Familie im System. *Bot. Jahrb.* 60 : 1-9.

ENGLER, A., 1930. — Podostemonales. *In* ENGLER, A. & PRANTL, K., *Die natürlichen Pflanzenfamilien,* ed. 2, 18a : 1-68, 483-484.

ERDTMAN, G., 1952. — *Pollen morphology and plant taxonomy ; Angiosperms.* Almquist & Wiksell, Stockholm, 539 p.

ESAU, K., 1965*a.* — *Vascular differenciation in plants.* Holt, Rinehart & Winston, New York, 160 p.

ESAU, K., 1965*b.* — *Plant anatomy,* ed. 2. Wiley & Sons, New York, 767 p.

FAGERLIND, F., 1945. — Bildung und Entwicklung des Embryosacks bei sexuellen und organospermischen Balanophora-Arten. *Svensk. Bot. Tidskr.* 39 : 65-83.

FERNALD, M. L., 1950. — *Gray's Manual of Botany,* 8[th] ed., LXIV + 1632 p.

FLEISCHER, E., 1874. — *Beiträge zur Embryologie der Mokotylen und Dikotylen.* Dissert. Ratisbonne, 63 p.

FONT QUER, P., 1953. — *Diccionario de Botanica.* Labor, Barcelona, 1244 p.

GAFFIER, L., 1932. — *Etude morphologique et anatomique des Podostémacées de Madagascar.* Thèse, Marseille, 140 p.

GARDNER, G., 1847. — Observations on the structure and affinities of the plants belonging to the natural order Podostemaceae. *Calcutta Journ. Nat. Hist.* 7 (26) : 165-189.

GASPARRINI, G., 1856. — *Osservazioni morfologiche sopra taluni organi della Lemna minor.* Fibreno, Naples, 32 p.

GAUSSEN, H., 1952. — L'évolution pseudocyclique. *Coll. Intern. CNRS Evolution et phylogénie des végétaux.* Paris, Ed. CNRS, 320 p., 207-255.

GOEBEL, K., 1884. — Vergleichende Entwicklungsgechichte des Pflanzenorgane. *In* SCHENK, *Handbuch der Botanik,* 3 : 99-432.

GOEBEL, K., 1891. — Morphologische und biologische Studien. V. Utricularia. *Ann. Jard. Bot. Buitenzorg* 9 : 41-126.

GOEBEL, K., 1891. — *Pflanzenbiologische Schilderungen.* Zweiter Teil. Elwert, Marburg, 386 p.

GOEBEL, K., 1928. — *Organographie der Pflanzen.* Dritte Auflage. Fischer, Jena, 2078 p.

GROSSHEIM, A. A., 1945. — Zur Frage der graphischen Darstellung eines Systems der Blütenpflanzen. *Sowjetische Bot.* 13 (3) : 3-47.

GRUBERT, M., 1970. — Untersuchungen über die Verankerung der Samen von Podostemonaceen. *Intern. Rev. Ges. Hydrobiol.* 55 (1) : 83-114.

GRUBERT, M., 1976. — Podostemaceen Studien II. Untersuchungen über die Keimung. *Bot. Jahrb.* 95 : 455-477.

GUNDERSEN, A., 1950. — *Families of Dicotyledons.* Chronica Botanica, Waltham, 238 p.

GUTTENBERG, H. von, 1940. — Der primäre Bau der Angiospermenwurzeln. *In* K. LINDSBAUER ed., *Handbuch der Pflanzenanatomie,* II Abt., 3 (VIII) : 1-369.

GUYOT, M., 1985. — Les types stomatiques chez les Angiospermes : leurs variations sur un même épiderme et leur utilisation en systématique. *Bull. Soc. Bot. France* 132 (Act. Bot.) 1985 (2) : 37-48.

HALLIER, H., 1903. — Vorläufiger Entwurf der natürlichen (phylogenetischen) Systems der Blütenpflanzen. *Bull. Herb. Boissier* 11 (3) : 306-317.

HALLIER, H., 1905. — Provisional scheme of the natural (phylogenetic) system of flowering plants. *New Phytologist* 4 : 151-162.

HALLIER, H., 1912. — L'origine et le système phylétique des Angiospermes exposés à l'aide de leur arbre généalogique. *Arch. Neerl. Sci. Exact. Nat.,* ser. 3, B, 1 : 146-234.

HANSTEIN, J., 1871. — Die Entwicklung des Keimes der Monokotylen und Dikotylen. *Bot. Abhandl.* 1 : 1-110.

HEINTZE, A., 1927. — *Cormofyternas Fylogéni.* 1 vol., Lund, 170 p.

HILL, A. W., 1906. — The morphology and seedling structure of the geophilous species of Peperomia. *Ann. Bot.* 20 : 395-427.

HILL, A. W., 1907. — A revision of the geophilous species of Peperomia with some additional notes on their morphology of seedling structure. *Ann. Bot.* 21 : 139-160.

HOFMEISTER, W., 1849. — *Die Enstehung der Embryo der Phanerogamen.* Liepzig, 89 p.

HOFMEISTER, W., 1861. — Neue Beiträge zur Kenntnis der Embryobildung der Phanerogamen. *Abhandl. Konigl. Sächs Ges. Wissensch.* 6 : 535-672 ; 7 : 629-760.

HOLLOWAY, J. E., 1914. — Protocorm of Lycopodium laterale. *Trans. New Zeal. Inst.* 47 : 73-75.

HOLM, T., 1907. — Morphological and anatomical studies of the vegetative organs of Rhexia. *Bot. Gaz.* 44 : 22-33.

HOLM, T., 1923. — On the development of buds upon roots and leaves. *Ann. Bot.* 39 : 867-881.

HUTCHINSON, J., 1973. — *The family of flowering plants*, ed. 3. Clarendon Press, Oxford, 968 p.

JACQUES-FÉLIX, H., 1982. — Les Monocotylédones n'ont pas de cotylédon. *Bull. Mus. Natn. Hist. Nat., Paris*, ser. 4, 4, sect B, *Adansonia*, n^os 1-2 : 3-40.

JÄGER-ZÜRN, I., 1970. — Morphologie der Podostemaceae I. Tristicha trifaria. *Beitr. Biol. Pflz.* 47 : 11-52.

JANCHEN, E., 1950. — Die Herkunft der Angiospermen-Blüte und die systematiche Stellung der Apetalen. *Oesterr. Bot. Zeitschr.* 97 : 129-167.

JOHANSEN, D. A., 1950. — *Plant embryology.* Chronica Botanica, Waltham, 305 p.

JUSSIEU, A. L., 1789. — *Genera plantarum.* Hérissant & Barrois, Paris, 498 p.

JUSSIEU, Ad. de, 1848. — *Taxonomie : coup d'œil sur l'histoire et les principes des classifications botaniques.* Paris, 69 p.

JUSSIEU, Ad. de, 1855. — *Botanique*, ed. 6. Masson, Paris, 561 p.

KAMIENSKI, F., 1877. — Vergleichende Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Utricularien. *Bot. Zeit.* 35 : 761-776.

KANIS, A., 1981. — An introduction to the system of classification used in the Flora of Australia. *In Flora of Australia* 1 : 77-111.

KOHL, F. G., 1889. — *Anatomisch-physiologische Untersuchung der Kalksalze und Kieselsäure in der Pflanze.* Marburg, 315 p.

KOHZ, W., 1923. — Serodiagnostische Untersuchungen über die Verwandtschaften innerhalb des Rosalesastes. *Bot. Arch.* 3 (4) : 30-60.

KONDO, K., SEGAWA, M. & NELURA, K., 1978. — Anatomical studies on seeds and seedlings of some Utricularia. *Brittonia* 30 : 89-95.

KUIJT, J., 1969. — *The biology of parasitic flowering plants.* Berkeley, 246 p.

KUMAZAWA, M., 1967. — An experimental study on the seedlings of Utricularia pilosa. *Phytomorph.* 17 : 494-498.

KUNTH, K. S., 1822. — *Synopsis plantarum* (1 : 259). Paris, 4 vol.

LAING, H. E., 1940. — The composition of the internal atmosphere of Nuphar advenum and other water-plants. *Amer. J. Bot.* 27 : 861-868.

LANCE, A. & LOISEAU, J. E., 1960. — Sur la structure et le fonctionnement du méristème végétatif de quelques Angiospermes aquatiques ou semi-aquatiques dépourvues de moelle. *C.R.A.S. Paris*, 250 : 4438-4440.

LAWALRÉE, A., 1943. — La multiplication végétative des Lemnacées. *La Cellule* 49 : 337-382.

LECOMTE, H., 1909*a*. — Sur une nouvelle Podostémacée d'Indochine. *Bull. Soc. Bot. France* 56 : 96-97.

LECOMTE, H., 1909*b*. — Deux nouvelles Podostémacées de l'Indochine. *Not. Syst. (Paris)* 7-10 : 1-4.

LEMAN, A., 1828. — Article « Tristicha ». *In Dictionnaire des Sciences naturelles*, Levrault, Paris, 55 : 368-369.

LEONHARDT, C., 1951. — Phylogenetische-Systematische Betracht, II. *Oesterr. Bot. Zeitschr.* 98 : 1-43.

LEROY, J.-F., 1982. — Les Angiospermes. *In Précis de Botanique* 2, Masson, Paris : 201-473.

LINDLEY, J., 1830. — *An introduction to the natural system of Botany*. Longman, London, 374 p.

LINDLEY, J., 1836. — *A natural system of Botany*, ed. 2. Longman, London, 526 p.

LINDLEY, C., 1846. — *The vegetable kingdom*. Bradbury & Evans, London, 908 p.

LINNÉ, C., 1751. — *Philosophia botanica*. Kiesewetter, Stockholm, 362 p.

MCLEAN, R. C. & IVIMEY-COOK, W. R., 1956. — *Textbook of theoretical Botany*. Longman, London, 2 : 1-1131.

MAGNUS, W., 1913. — Die atypische Embryonalentwicklung der Podostemaceen. *Flora* 105 : 275-336.

MAHESHWARI, P., 1945. — The place of angiosperm embryology in research and teaching. *J. indian Bot. Soc.* 24 : 25-41.

MAHESHWARI, P., 1950. — *An introduction to the embryology of Angiosperms*. McGraw Hill C°., New York, 453 p.

MAHESHWARI, P., 1964. — Embryology in relation to Taxonomy. *Vistas in Botany* 4 : 55-97.

MAHESHWARI, S. C., 1954. — The embryology of Wolffia. *Phytomorph.* 4 : 355-365.

MAHESHWARI, S. C., 1955. — The occurence of bisporic embryosacs in Angiosperms. A critical review. *Phytomorph.* 5 (1) : 67-99.

MANGENOT, G., 1973. — Données élémentaires sur l'angiospermie. *Ann. Univ. Abidjan*, ser. E, 1 : 1-245.

MARIE-VICTORIN, Frère, 1935. — *Flore Laurentienne*. Imprimerie de la Salle, Montréal, 917 p.

MARTENS, P. & WATERKEYN, L., 1964. — Recherches sur Welwitschia mirabilis. IV. Germination et plantules. *La Cellule* 64 (1) : 1-68.

MARTIUS, C. von, 1823-1832. — *Nova genera et species plantarum*. München, 3 vol., 1 : 6.

MATTHIESEN, F., 1908 (paru 1910). — *Beiträge zur Kenntnis des Podostemaceen*. Dissertatio (Stuttgart), Bibl. Bot. (Original Abh. Gesammtgebiete) 68 : 1-55.

MAURITZON, J., 1933. — Über die systematische Stellung der Familien Hydrostachyaceae und Podostemaceae. *Bot. Not.* 9 : 172-180.

MAURITZON, J., 1939. — Contribution to the embryology of the orders Rosales and Myrtales. *Lund Univ. Arsskr.*, ser. 2, 35 (2) : 1-121.

MAURITZON, J., 1939. — Die Bedeutung der embryologischen Forschung für das natürliche System der Pflanzen. *Lund Univ. Arsskr.*, ser. 2, 35 (15) : 1-70.

MEEUSE, A. D. J., 1986. — *Anatomy of morphology*. Bril & Bakhuys, Leiden, 227 p.

MEISNER, K. F., 1838. — *Plantarum vascularium genera secundum ordines naturales digesta*. Weidmann, Lipsiae, 442 + 401 p.

MELCHIOR, H., 1964. — *Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien*, ed. 12. Borntraeger, Berlin, 2 : 1-666.

METCALFE, C. R. & CHALK, L., 1950. — *Anatomy of the Dicotyledons*. 2 vol., Clarendon Press, Oxford, 1500 p.

MESTRE, J.-C., 1967. — Embryogénie et phylogénie des végétaux supérieurs. *Année Biol.* 20 (1) : 61-86.

MEZ, C., 1926. — Die Bedeutung der Serodiagnostik für die Stammesgeschichtliche Forschung. *Bot. Arch.* 16 : 1-23.

MEZ, C. & ZIEGENSPECK, H., 1926. — Der Königsberger serodiagnostische Stemmbaum. *Bot. Arch.* 43 : 483-486.

MILDBRAED, J., 1904. — *Beiträge zur Kenntnis der Podostemaceen*. Dissertatio, Berlin, 45 p.

MUKKADA, A. J., 1963. — A contribution to the embryology of Indotristicha ramosissima. *Proceed. 50th Indian Sc. Congr.* 3 : 387.

MUKKADA, A. J., 1969. — Some aspects of the morphology, embryology and biology of Terniola zeylanica. *New. Phytol.* 68 : 1145-1158.

NAGENDRAN, C. R., 1974. — Is the embryosac of Podostemaceae bisporic ? *Curent Sci.* 43 : 259-260.

NAGENDRAN, C. R., SUBRAMANYAN, K. & AREKAL, G. D., 1976. — Development of the female gametophyte in Hydrobryum griffithii. *Ann. Bot.* 40 : 511-513.

NOVAK, F. A., 1954. — System Angiosperm. *Preslia* 26 : 337-364.

PANNIER, F., 1960. — Physiological responses of Podostemaceae in their natural habitat. *Int. Rev. Ges. Hydrobiol.* 45 (3) : 347-354.

PERRIER DE LA BÂTHIE, H., 1929. — Les Podostémacées de Madagascar. *Archives Bot.* 3 (2) : 17-25.

PERRIER DE LA BÂTHIE, H., 1952. — Podostémonacées. *Fl. Madag. Comores*, fam. 88 : 1-17.

PHILIPSON, W. R., 1974. — Ovular morphology and the major classification of the dicotyledons. *Bot. Journ. Linn. Soc.* 68 : 89-108.

PHILIPSON, W. R., 1987. — The treatment of isolated genera. *Bot. Journ. Linn. Soc.* 95 : 19-25.

PORSCH, O., 1907. — *Versuch einer phylogenetischen Erklärung des Embryosackes und der doppelten Befruchtung der Angiospermen.* Dissertatio, Jena, (i)-V, (l)-49 p.

PRESL, K. B., 1834. — *Repertorium botanicae systematicae.* Haase, Pragae, 385 p.

PULLE, A. A., 1937. — *Compendium van de terminologie, nomenclatuur en systematik der saadplanten.* Utrecht, 138 p.

PULLE, A. A., 1952. — *Compendium van de terminologie, nomenclatuur en systematik der saadplanten.* ed. 3. Oosthoek, Utrecht, 370 p.

RANGASWAMY, N. S., 1967. — Morphogenesis of seed germination in Angiosperms. *Phytomorph.* 17 : 477-487.

RAUH, W., 1937. — Die Bildung von Hypocotyl- und Wurzel-sprosen und ihre Bedeutung für die Wachsformen der Pflanzen. *Nova Acta Leopold* 4 (24) : 395-553.

RAZI, B., 1949. — Embryological studies of two members of the Podostemaceae. *Bot. Gaz.* 111 : 211-218.

RAZI, B., 1955. — Some aspects of the embryology of Zeylanidum olivaceum and Lawia zeylanica. *Bull. Soc. Bot. Bengal.* 9 : 36-41.

RICHARD, A., 1838. — *Nouveaux éléments de botanique et de physiologie végétale*, ed. 6. Béchet, Paris, 756 p.

ROEDERER, H., 1930. — Die Phylogenie des Rosales-Astes. *Bot. Arch.* 29 (3/4) : 329-436.

ROMANO, G. R. & DWYER. J. D., 1971. — A demonstration of phloem in the Podostemaceae. *Torreya* 98 (1) : 46-47.

ROMBACH, S., 1911. — Die Entwicklung der Samenknospen bei der Crassulaceen. *Rec. Trav. Bot. Neerl.* 8 : 182-200.

RUTTNER, F., 1953. — Die Kohlenstoffquellen für die Kohlensäureassimilation submerser Wasserpflanzen. *Scientia (Bologna)* 88 : 20-27.

RUTTNER, F., 1962. — *Grundriss der Limnologie*, ed. 3. De Gruyter, Berlin, 332 p.

SACHS, J., 1874. — *Traité de Botanique* (trad. VAN TIEGHEM). Savy, Paris, 1120 p.

SAINT HILAIRE, A. de, 1824. — Observations sur le genre appelé Dufourea par MM. Willdenow et Bory de Saint Vincent et Tristicha par M. Du Petit Thouars. *Mém. Mus. Paris* 10 : 464-484.

SALLÉ, G., 1975. — *Etude cytologique, cytochimique et historadiographique du Viscum album L.* Thèse, Paris, 110 p.

SAUVAGEAU, C., 1891. — *Sur les feuilles de quelques monocotylédones aquatiques.* Thèse, Paris, 201 p.

SCULTHORPE, C. D., 1967. — *The biology of aquatic vascular plants.* E. Arnold, London, 610 p.

SHARMA, B. D., KARTHIKEYAN, S. & SHETTY, B. V., 1974. — Indotristicha tirunelveliana, a new species of Podostemaceae from South India. *Bull. Bot. Survey India* 16 : 157-161.

SCHNELL, R., 1967. — Etudes sur l'anatomie et la morphologie des Podostémacées. *Candollea* 22 : 157-225.

SCHNELL, R., 1987. — *La flore et la végétation de l'Amérique tropicale*. 2 vol., 480 + 448 p., Masson, Paris, (voir 2 : 238-248).

SCHNELL, R. & CUSSET, G., 1963. — Remarques sur la structure des plantules des Podostémonacées. *Adansonia*, ser. 2, 3 (3) : 258-369.

SCHULTZ, K. H., 1832. — *Natürliches System der Pflanzenreichs*. Hirschwald, Berlin, 586 p.

SIFTON, H. B., 1945. — Air-space tissue in plants. *Bot. Rev.* 11 : 108-143.

SIFTON, H. B., 1957. — Air-space tissue in plants. *Bot. Rev.* 23 : 303-312.

SKOTTSBERG, C. J. F., 1940. — *Växternas Livpopulärvetenskaplig handbock*, 5 vol., Stockholm.

SOLEREDER, M., 1908. — *Systematic anatomy of the Dicotyledons*. (Trad. BOODLE, L. A. & FRITSCH, E. E), 2 vol., Clarendon Press, Oxford, 1183 p.

SOLMS LAUBACH, P., 1868. — Ueber den Bau und die Entwicklung der Ernährungsorgane parasitischer Phanerogamen. *Jahrb. Wiss. Bot.* 6 : 509-638.

SOO, R., 1953. — Die modernen Grundsätze der Phylogenie. *Acta Biol. Acad. Sci. Hungarica* 4 : 257-306.

SOUÈGES, R., 1936. — Modifications au tableau récapitulatif des lois du développement chez le Sedum acre L. Le type embryonomique de cette espèce chez les autres Crassulacées. *Bull. Soc. Bot. France* 83 : 13-18.

SPORNE, K. R., 1956. — The phylogenetic classification of the Angiosperms. *Biol. Rev. (Cambridge)* 31 : 1-29.

SPRAGUE, T. A., 1925. — The classification of the Dicotyledons. *Journ. Bot. Brit. and Foreign* 63 : 9-13 ; 105-113.

SPRENGEL, K., 1825-1828. — *Caroli Linnaei Systema vegetabilium*, editio XVI. Dieterich, Goettingae., 4 vol.

SPRENGEL, K., 1830. — *Caroli Linnaei Genera plantarum*, editio IX. Dieterich, Goettingae., 2 vol.

STEUDE, H., 1935. — Beiträge zur Morphologie und Anatomie von Mourera aspera. *Beih. Bot. Ztbl. (A)* 53 : 627-650.

SUBRAMANYAN, K. & SREEMADAVAN, C. P., 1964. — A conspectus of the families Podostemaceae and Tristichaceae. *Bull. Bot. Survey India* 11 : 161-168.

TAYLOR, P., 1964. — The genus Utricularia L. (Lentibulariaceae) in Africa (South of Sahara) and Madagascar. *Kew Bull.* 18 (1) : 1-246.

TAKHTAJAN, A. L., 1954. — *Quelques problèmes de la morphologie évolutive des Angiospermes*. *In* Essais Botaniques, Acad. Sc. URSS, Moscou, 2 vol., 2 : 763-793.

THORNE, R. F., 1976. — A phylogenetic classification of the Angiosperms. *Evol. Biol.* 9 : 35-106.

THWAITES, G. H. K., 1864. — *Enumeratio plantarum zeylaniae*. London, 240 p.

TOMLINSON, P. B., 1969. — Commelinales, Zingiberales. *In* METCALFE ed., *Anatomy of the Monocotyledons*. Clarendon Press, Oxford, III, 446 p.

TREUB, M., 1884. — Etudes sur les Lycopodiacées. *Ann. Jard. Bot. Buitenzorg* 4 : 107-138.

TREUB, M., 1884. — Etudes sur les Lycopodiacées VI. *Ann. Jard. Bot. Buitenzorg* 8 : 1-37.

TREVIRANUS, L. C., 1815. — *Von der Entwicklung des Embryo und seiner Umhüllungen in Pflanzen-Ei*. Reimer, Berlin, 102 p.

TROLL, W., 1937-1943. — *Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen*. Bd. 1. Vegetationsorgane... Borntraeger, Berlin, 2736 p.

TULASNE, L. R., 1849. — Etudes d'embryogénie végétale. *Ann. Sc. Nat. Bot.*, ser. 3, 12 : 21-137.

TULASNE, L. R., 1852. — Podostemacearum monographia. *Arch. Mus. Paris* 6 : 1-208, 13 pl.

TULASNE, L. R., 1555. — Etudes d'embryogénie végétale. *Ann. Sc. Nat. Bot.*, ser. 4, 4 : 65-122.

VAN ROYEN, P., 1951. — The Podostemaceae of the New World. *Meded. Bot. Mus. Herb. Utrecht* 107 : 1-150, 16 pl.

VAN STEENIS, C. G. G. J., 1981. — *Rheophytes of the World.* Sijthoff & Noordhoff, Alphen an den Rijn, 407 p.

VAN TIEGHEM, P., 1891. — *Traité de Botanique*, ed. 2. Savy, Paris, 1855 p.

VAN TIEGHEM, P., 1901. — L'œuf des plantes considéré comme base de leur classification. *Ann. Sc. Nat. Bot.*, ser. 8, 14 : 213-390.

VAN TIEGHEM, P., 1906. — *Eléments de Botanique.* Botanique spéciale, ed. 4, Masson, Paris, 762 p.

VINOGRADOV, B. S., 1958. — Compendium Systematis Angiospermarum. *In Problems of Botany, Moscou*, 3 : 9-66.

WÄCHTER, W., 1897. — Beiträge zur Kenntnis einiger Wasserpflanzen. *Flora* 83 : 365-397.

WALKER, J. W. & DOYLE, J. A., 1975. — The bases of Angiosperm phylogeny : palynology. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 62 : 664-723.

WARMING, E., 1881-1901. — Familien Podostemaceae. *Danske Vidensk. Selssk. Skrift., natur. math. Afhandl. (Kjobenhavn)* 2 (1) : 1-34 ; 2 (2) : 35-88 ; 3 (6) ; 1-72 ; 4 (8) : 1-47 ; 7 (4) : 1-50 ; 9 (2) : 2-67.

WARMING, E., 1883. — Studien über die Familie der Podostemaceae. *Bot. Jahrb.* 4 : 217-223.

WEDDELL, H. A., 1872. — Sur les Podostémacées en général et leur distribution en particulier. *Bull. Soc. Bot. France* 19 : 50-56.

WENT, F. A. F. C., 1908. — The development of the ovule, embryo sac and egg in Podostemaceae. *Rec. Trav. Bot. Neerl.* 5 : 1-16.

WENT, F. A. F. C., 1910-1926. — Untersuchungen über Podostemaceen. *Verhandl. Konink. akad. Amsterdam* 16 (1) : 1-88 ; 17 (2) : 1-19 ; 25 (1) : 1-59.

WENT, F. A. F. C., 1924. — Sur la transformation du collenchyme en sclérenchyme chez les Podostémonacées. *Rec. Trav. Bot. Neerl.* 21 : 513-520.

WENT, F. A. F. C., 1929. — Morphological and histological peculiarities of the Podostemonaceae. *Proceed. Intern. Congr. Plant Sci. (Ithaca)* 1 : 351-358.

WETTSTEIN, R., von, 1933. — *Handbuch der Systematischen Botanik*, ed. 3. Deuticke, Liepzig, 1149 p.

WILLIS, J. C., 1902*a*. — Revision of the Indian Podostemaceae. *Ann. Roy. Bot. Garden Peradeniya* 1 (3) : 181-250.

WILLIS, J. C., 1902*b*. — Studies in the morphology and ecology of the Podostemaceae of Ceylon and India. *Ann. Roy. Bot. Garden Peradeniya* 1 (4) : 267-465.

WILLIS, J. C., 1914*a*. — On the lack of adaptation in the Tristichaceae and Podostemaceae. *Proceed. Roy. Soc.*, B, 87 : 532-550.

WILLIS, J. C., 1914*b*. — A new natural family of flowering plants : Tristichaceae. *Journ. Linn. Soc., Bot.* 43 : 49-54.

WILLIS, J. C., 1915. — The origin of Tristichaceae and Podostemaceae. *Ann. Bot.* 29 : 299-306.

WILLIS, J. C., 1917. — The relative age of endemic species and other controversal points. *Ann. Bot.* 31 : 189-208.

WILLIS, J. C., 1926. — The evolution of Tristichaceae and Podostemaceae. *Ann. Bot.* 40 : 349-367.

WILLIS, J. C., 1949. — The birth and spread of plants. *Boissiera* 8 : 1-561.

Achevé d'imprimer le 14 octobre 1988.

Le Bulletin du 1^er^ trimestre de l'année 1988 a été diffusé le 27 juillet 1988.

IMPRIMERIE NATIONALE

8 564 002 5

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Fondé en 1895, le *Bulletin du Muséum d'Histoire Naturelle* est devenu à partir de 1907 : *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*. Des travaux originaux relatifs aux diverses disciplines scientifiques représentées au Muséum y sont publiés. Il s'agit essentiellement d'études de Systématique portant sur les collections conservées dans ses laboratoires, mais la revue est également ouverte, depuis 1970 surtout, à des travaux traitant de divers aspects de la Science : biologie, écologie, etc.

La *1re série* (années 1895 à 1928) comprend un tome par an (t. 1 à 34), divisé chacun en fascicules regroupant divers articles.

La *2e série* (années 1929 à 1970) a la même présentation : un tome (t. 1 à 42), six fascicules par an.

La *3e série* (années 1971 à 1978) est également bimestrielle. Le *Bulletin* est alors divisé en cinq Sections et les articles paraissent par fascicules séparés (sauf pour l'année 1978 où ils ont été regroupés par fascicules bimestriels). Durant ces années chaque fascicule est numéroté à la suite (nos 1 à 522), ainsi qu'à l'intérieur de chaque Section, soit : Zoologie nos 1 à 356 ; Sciences de la Terre, nos 1 à 70 ; Botanique, nos 1 à 35 ; Écologie générale, nos 1 à 42 ; Sciences physico-chimiques, nos 1 à 19.

La *4e série* débute avec l'année 1979. Le *Bulletin* est divisé en trois Sections : A : Zoologie, biologie et écologie animales ; B : Botanique (fusionnée en 1981 avec la revue *Adansonia*) ; C : Sciences de la Terre, paléontologie, géologie, minéralogie. La revue est trimestrielle ; les articles sont regroupés en quatre numéros par an pour chacune des Sections ; un tome annuel réunit les trois Sections.

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Collection à périodicité irrégulière, se subdivisant depuis 1950 en quatre séries spécialisées : A, Zoologie ; B, Botanique ; C, Sciences de la Terre ; D, Sciences physico-chimiques.

Dernières parutions dans la série B :

T. 28. ROQUEBERT, M.-F. — Analyse des phénomènes pariétaux au cours de la conidiogenèse chez quelques champignons microscopiques. 1981, 79 p., 23 f. de pl. : 14 fig., 4 tabl.
T. 29. KEDDAM-MALPLANCHE, M. — Le pollen et les stomates des Gardéniées (Rubiacées) du Gabon : Morphologie et tendances évolutives. 1985, 109 p., 45 fig., 16 pl., 18 tabl.
T. 30. ALLORGE, L. — Monographie des Apocynacées-Tabernaemontanoïdées américaines. 1985, 216 p., 76 pl.
T. 31. PONCY, O. — Le genre Inga (Légumineuses, Mimosoideae) en Guyane française. 1985, 153 p., 37 fig., 11 pl.

PUBLICATIONS DE L'ASSOCIATION DE BOTANIQUE TROPICALE (A.B.T.)

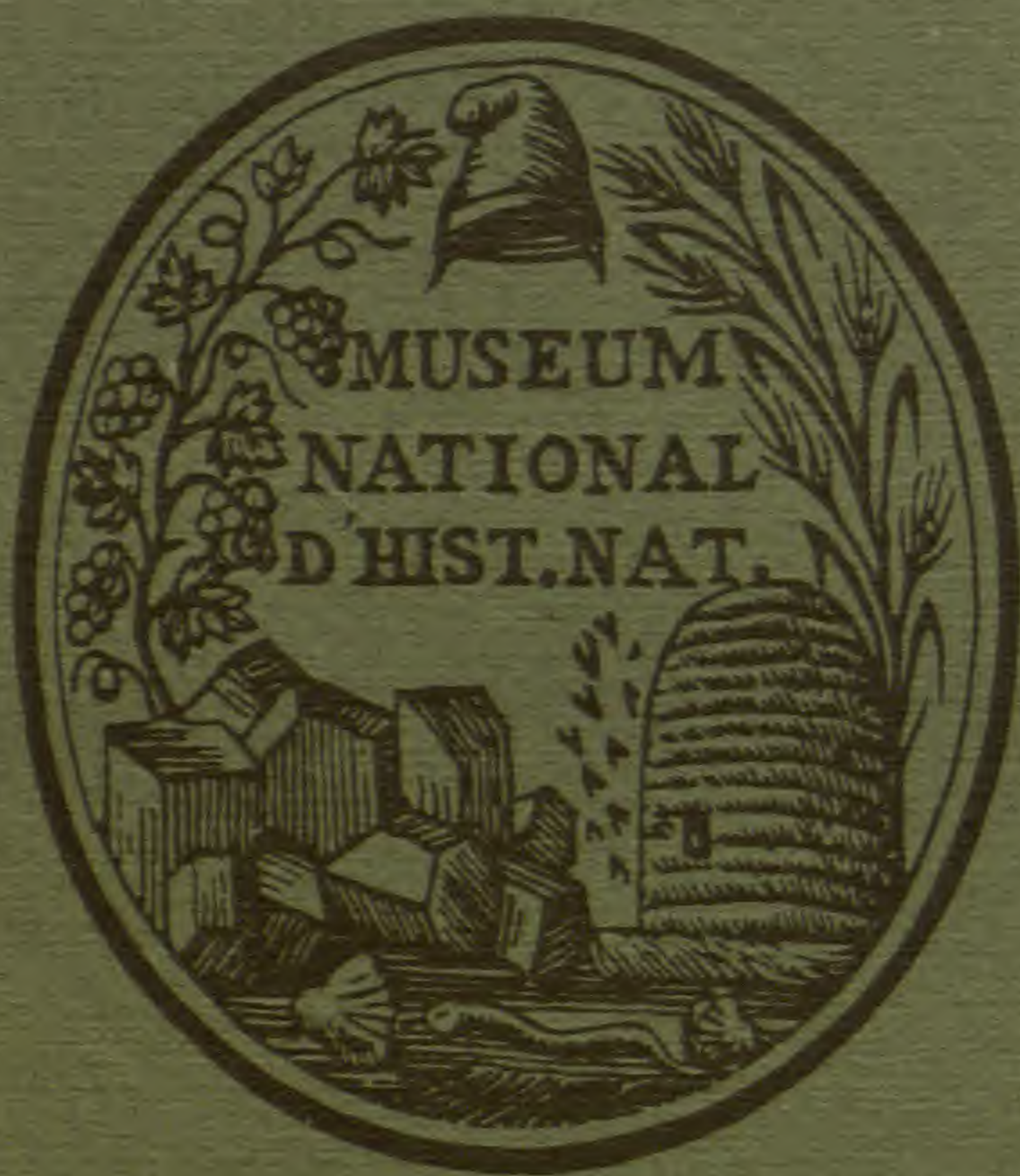
(Laboratoire de Phanérogamie du Muséum, 16, rue Buffon, 75005 Paris, tél. 43.36.47.25. CCP La Source 33.075.20 W).

- Flore de Madagascar et des Comores, 92 vol. parus.
- Flore du Gabon, 29 vol. parus.
- Flore du Cambodge, Laos et Viêt-Nam, 23 vol. parus.
- Flore de Nouvelle-Calédonie et dépendances, 14 vol. parus.
- Flore du Cameroun, 29 vol. parus (les 20 premiers). Commercialisée par le Cameroun à partir du vol. 21. (S'adresser à Monsieur le Directeur de l'Herbier National, B.P. 1601, Yaoundé).

PUBLICATIONS DE L'ASSOCIATION DES AMIS DES CRYPTOGAMES (A.D.A.C.)

(Laboratoire de Cryptogamie du Muséum, 12, rue Buffon, 75005 Paris, tél. 43.31.35.21).

- Cryptogamie, Mycologie (CCP Paris 6.193.02 K)
- Cryptogamie, Bryologie et Lichénologie (CCP Paris 4.481.43 T)
- Cryptogamie, Algologie (CCP Paris 14.522.31 T)


MUSEUM
NATIONAL
D'HIST. NAT.

ISSN 0240-8937

QK1 .B9221

BULLETIN du MUSÉUM NATIONAL d'HISTOIRE NATURELLE

PUBLICATION TRIMESTRIELLE

SECTION B

ADANSONIA

botanique

phytochimie

4e SÉRIE T. 10 1988 N° 3

Juillet-Septembre 1988

BULLETIN
du
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
57, rue Cuvier, 75005 Paris

Directeur : Professeur E. R. BRYGOO

Section B : ADANSONIA (BOTANIQUE)

Directeur : Professeur PH. MORAT, Laboratoire de Phanérogamie.
Rédacteur : J. JÉRÉMIE.
Comité de lecture : J. BOSSER, Paris ; E. BOUREAU, Paris ; F. EHRENDORFER, Vienne ; F. R. FOSBERG, Washington ; F. HALLÉ, Montpellier ; N. HALLÉ, Paris ; J.-L. HAMEL, Paris ; V. H. HEYWOOD, Reading ; L. A. S. JOHNSON, Sydney ; S. JOVET, Paris ; C. KALKMAN, Leiden ; L. LACOSTE, Paris ; J.-F. LEROY, Paris ; A. LE THOMAS, Paris ; R. LETOUZEY, Paris ; D. MOLHO, Paris ; R. E. G. PICHI-SERMOLLI, Perugia ; P. H. RAVEN, St Louis ; R. SCHNELL, Paris ; A. TAKHTAJAN, Léningrad ; M. VAN CAMPO, Montpellier.

La revue publie des articles en français ou en anglais, consacrés aux divers aspects de la botanique : systématique, biologie, écologie, anatomie, palynologie, phytochimie, etc.

Recommandations aux auteurs

Les manuscrits doivent être adressés directement à la Rédaction d'Adansonia, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 PARIS, tél. 43.36.47.25. Ils sont examinés par les responsables de la revue, puis soumis à des rapporteurs.

Le texte doit être *dactylographié*, en double interligne, et se conformer aussi strictement que possible à la présentation de la revue, tout particulièrement en ce qui concerne les *têtes d'articles* (titres, résumés français-anglais, adresse), les *citations bibliographiques*, les *listes de synonymes*, les *clés*.

La nomenclature utilisée devra respecter les règles du Code International de Nomenclature Botanique. La citation des auteurs doit être complète et non abrégée. Dans le texte, les références bibliographiques sont réduites aux noms d'auteurs suivis de la date de publication, renvoyant ainsi aisément à la liste bibliographique de fin d'article. Celle-ci doit être présentée par ordre alphabétique des noms d'auteurs, et chronologique pour les travaux d'un même auteur. Les références doivent être complètes : auteur(s), date, titre d'article, ouvrage ou revue, volume, pages, planches.

Dans le texte, aucun mot ne doit apparaître en majuscules, et seuls doivent être soulignés les groupes de mots que l'auteur désire faire ressortir en italiques.

Illustrations : Le format maximum des illustrations publiées est de 170 × 145 mm. Les dimensions des originaux devront donc être proportionnelles à celles des illustrations imprimées. Les dessins et les cartes doivent être réalisés sur bristol blanc ou calque ; les photographies seront le plus nettes possible, sur papier blanc brillant. Les figures constituant les éléments d'une même planche doivent être numérotées en chiffres arabes.

Tirés à part : 50 tirés à part seront fournis gratuitement par article.

S'adresser :

— pour la RÉDACTION, à Adansonia, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 Paris, tél. 43.36.47.25.
— pour les ABONNEMENTS et ACHATS, au Service de vente des Publications du Muséum, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris, tél. 43.31.71.24 ; 43.31.95.60. CCP Paris 9062-62.
— pour les ÉCHANGES, à la Bibliothèque Centrale du Muséum national d'Histoire naturelle, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris, tél. 43.31.71.24 ; 43.31.95.60.

Abonnements pour l'année 1988 (Prix h.t.)

Abonnement général (Section A, B, C) : 1575 F.
SECTION A : Zoologie, biologie et écologie animales : 900 F.
SECTION B : *Adansonia*, botanique : 420 F.
SECTION C : Sciences de la Terre, paléontologie, géologie, minéralogie : 420 F.

Numéro d'inscription à la Commission paritaire des publications et agences de presse : 1404 AD

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
4[e] série, **10**, 1988, section B, *ADANSONIA*, n° 3.

SOMMAIRE — *CONTENTS*

CUSSET, G. & CUSSET, C. — Etudes sur les Podostemopsida. 11. Répartition et évolution des Tristichaceae 223

Studies on the Podostemopsida. 11. Repartition and evolution of Tristichaceae.

ADEMA, F. — Notes on Cupaniopsis (Sapindaceae). 1. New species from New Caledonia 263

Notes sur les Cupaniopsis (Sapindaceae). 1. Nouvelles espèces de Nouvelle-Calédonie.

LEBRUN, J.-P. — Un Digitaria (Poaceae) nouveau d'Ethiopie méridionale 271

A new Digitaria (Poaceae) from southern Ethiopia.

JACQUES-FÉLIX, H. — Les Liliopsida (ex Monocotyledones) n'ont pas de cotylédon. II. La préfeuille de la plantule : ses rapports avec celles des axes feuillés ... 275

The Liliopsida (ex Monocotyledones) have no cotyledon. II. The prophyll of the seedling : its relationships with those of leafy axes.

MISSOURI BOTANICAL
MAR 21 1989
GARDEN LIBRARY

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., 10, 1988,
section B, Adansonia, nº 3 : 223-262.

Etudes sur les *Podostemopsida*.
11. Répartition et évolution des *Tristichaceae*

G. CUSSET & C. CUSSET

Résumé : Etude de l'évolution des *Tristichaceae* et de leur répartition comme dues aux causes actuelles et à la dérive des plaques continentales.

Summary : The evolution and repartition of *Tristichaceae* under existing ecological circumstances and as affected by continental drift and sea-floor spreading are studied.

Gérard Cusset, Laboratoire de Phytologie Quantitative, Université P. et M. Curie, 7, quai St Bernard, 75005 Paris, France.
Colette Cusset, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 Paris, France.

Dans un article précédent (CUSSET & CUSSET, 1988*a*) nous avons procédé à une révision systématique des Tristichacées, retenant sur les 82 binômes antérieurement utilisés 10 espèces dont 9 relevant de la sous-famille des Tristichoidées. Cet élagage a assuré les fondations indispensables pour une étude structurale des espèces de cette famille (CUSSET & CUSSET, 1988*b*). L'extrême originalité de leurs caractères végétatifs et floraux nous a conduit à proposer la classe nouvelle des *Podostemopsida*, à côté des *Magnoliopsida* et des *Liliopsida*, regroupant avec les Tristichacées la famille des Podostémacées.

Dans cet article, nous examinons la répartition géographique des Tristichacées en liaison avec les facteurs écologiques actuels, le degré d'avancement morphologique de leurs espèces et nous faisons quelques hypothèses sur leur évolution temporelle.

Il n'est peut-être pas inutile de donner ici la nomenclature employée. Pour plus de concision nous n'indiquerons plus les noms d'auteur dans la suite de ce travail :

— Sous-famille des *Weddellinoideae* (Engl.) C. & G. Cusset
Un genre monospécifique : *Weddellina squamulosa* Tulasne
— Sous-famille des *Tristichoideae*
— *Tristicha* Du Petit-Thouars
T. trifaria (Bory ex Willd.) Sprengel
subsp. *trifaria*
subsp. *pulchella* (Wedd.) C. & G. Cusset
subsp. *tlatlayana* (Matuda) C. & G. Cusset
T. australis C. & G. Cusset
— *Dalzellia* Wight
D. ceylanica (Gardner) Wight
D. carinata (Lecomte) C. Cusset

D. diversifolia (Lecomte) C. Cusset
D. sessilis (Chao) C. & G. Cusset
— *Indotristicha* Van Royen
I. ramosissima (Wight) Van Royen
I. tirunelveliana Sharma, Karthikeyan & Shetty
— *Malaccotristicha* C. & G. Cusset
M. malayana (Dransfield & Whitmore) C. & G. Cusset

I. RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE ET CAUSES ACTUELLES

Nous ne connaissons que deux cartes de la distribution des Tristichacées. La première, due à SUBRAMANYAM & SREEMADHAVAN (1969) est très incomplète et grossièrement erronée. La seconde, concernant le seul *Tristicha trifaria* (*sub nomen T. hypnoides*) est beaucoup plus satisfaisante (HORN AF RANTZIEN, 1950), particulièrement si on y ajoute des compléments donnés par cet auteur, mais non cartographiés, dans un article de l'année suivante (HORN AF

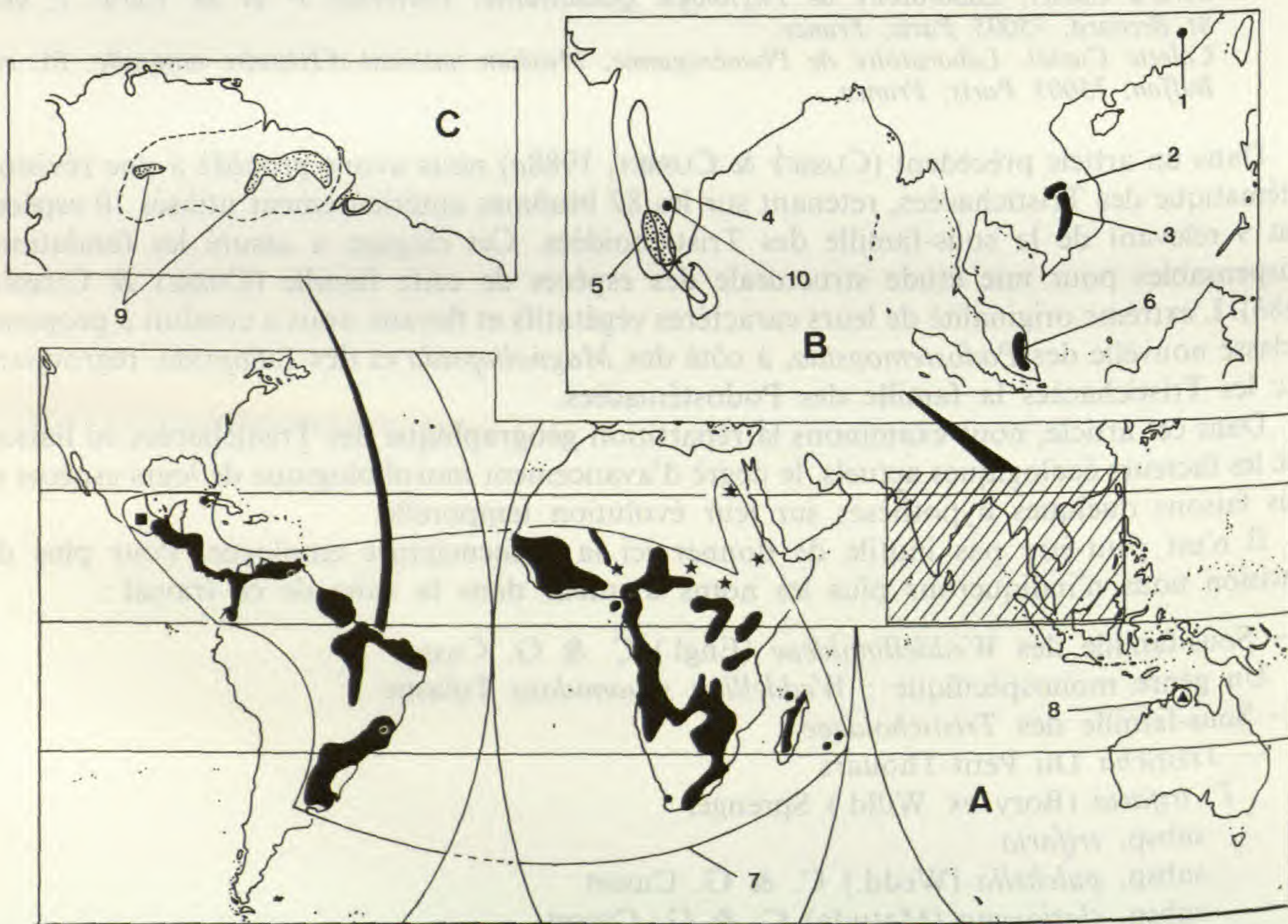


Fig. 1. — Aire actuelle des Tristichacées. — Carton **A** : genre *Tristicha*; en noir *T. trifaria* subsp. *trifaria*; étoiles, *T. trifaria* subsp. *pulchella*; carré, *T. trifaria* subsp. *tlatlayana*; triangle, *T. australis*. — Carton **B** : 1, *Dalzellia sessilis*; 2, *Dalzellia diversifolia*; 3, *Dalzellia carinata*; 4, *Dalzellia ceylanica*; 5, *Indotristicha ramosissima*; 6, *Malaccotristicha malayana*; 10, *Indotristicha tirunelveliana*. — Carton **C** : 9, *Weddellina squamulosa*.

Rantzien, 1951), sous le nom de *Tristicha trifaria* Tulasne. Dans Cusset & Cusset (1988*a*) nous avons donné une carte des Tristichacées (répartition des populations étudiées) à laquelle nous n'apportons ici que de faibles retouches dues à la connaissance de quelques stations nouvelles. Par contre nous distinguons les différents taxons reconnus, ce qui n'avait pas lieu d'être dans le travail précédent.

A. RÉPARTITION GÉNÉRALE

L'examen de cette distribution géographique (Fig. 1) montre immédiatement quelques faits intéressants :

— Les genres *Dalzellia, Indotristicha* et *Malaccotristicha* sont endémiques du Sud-Est de l'Asie (carton B) où ils présentent une aire discontinue.

— Les genres *Indotristicha* et *Malaccotristicha* ont une aire réduite (respectivement Ghats occidentaux et Sri Lanka, et Péninsule de Malacca). Au contraire le genre *Dalzellia* s'étend du Sri Lanka au Maharashtra, se rencontre aux confins entre Thaïlande, Kampuchea et Laos et existe aussi en Chine sur le Horst de Fuxian.

— *Weddellina squamulosa* (et donc les Weddellinoidées) est une espèce endémique du vieux bouclier guyanais.

— Le genre *Tristicha* est pan-tropical. Contrairement à ce qu'indique Good (1964), il ne s'étend pas seulement en Amérique et en Afrique tropicales, mais aussi à Madagascar, aux Mascareignes et à la Terre d'Arnhem (Australie) où il n'est connu que depuis 1970, mais dans des stations telles qu'il n'y a aucun lieu de douter de son indigénat. On remarquera d'ailleurs qu'il s'agit en Australie d'une espèce nettement distincte des autres populations qui appartiennent toutes à *Tristicha trifaria*.

Il y a donc un contraste important entre un genre, *Tristicha*, de grande extension, tropicale et sub-tropicale, et les 4 autres, étroitement localisés.

Si l'on compare cette distribution avec les territoires floristiques tels qu'on les admet généralement, par exemple avec ceux définis par Mattik (1964) très voisins pour les régions chaudes de ceux proposés par Good (1964), on constate que les Tristichacées existent indubitablement dans les territoires suivants :

Senegambisch-sudanisches Florengebiet
Nordost afrikanische Hochländer
West Afrika
Ostafrika-Angola
Südafrika ausser Kapland
Madagaskar
Indisches Florengebiet
Südostasiatisches Florengebiet
Malayisches Florengebiet
Karibisches Florengebiet
Venezuela-Guayana
Amazonien

Ost- und Südbrasilien
Pampa Florengebiet
Kapländisches Florengebiet
Nord- und ostaustralisches Florengebiet,

c'est-à-dire dans 16 régions floristiques sur 43 et dans 3 (sur 5) empires floraux (Fig. 2).

Cette relative indépendance vis-à-vis des territoires floraux, définis d'après les végétaux de terre ferme, est certainement à mettre en parallèle avec le caractère exclusivement aquatique des *Podostemopsida* actuels. C'est un groupe que l'on peut, un peu rapidement, considérer comme azonal. En réalité on doit noter que les Tristichacées sont totalement absentes des Empires floraux holarctique et antarctique et du sous-empire polynésien. De même, il ne semble pas y en avoir dans le Papuasisches Florengebiet, dans les Iles Ascension et Sainte Hélène ou dans l'Ile Juan Fernandez et dans les Galapagos.

Good (1964) a fort justement souligné que les plantes aquatiques ne sont généralement que peu limitées en latitude. Dans les genres pantropicaux : « the aquatics are very few, presumably because such plants are less controled by temperature factors », et, à part *Pistia stratiotes* qui atteint le Texas et l'Egypte, il ne peut donner comme exemple qu'*Eichhornia crassipes* dont on connaît l'extension récente, en grande part anthropique. « It is worthy to

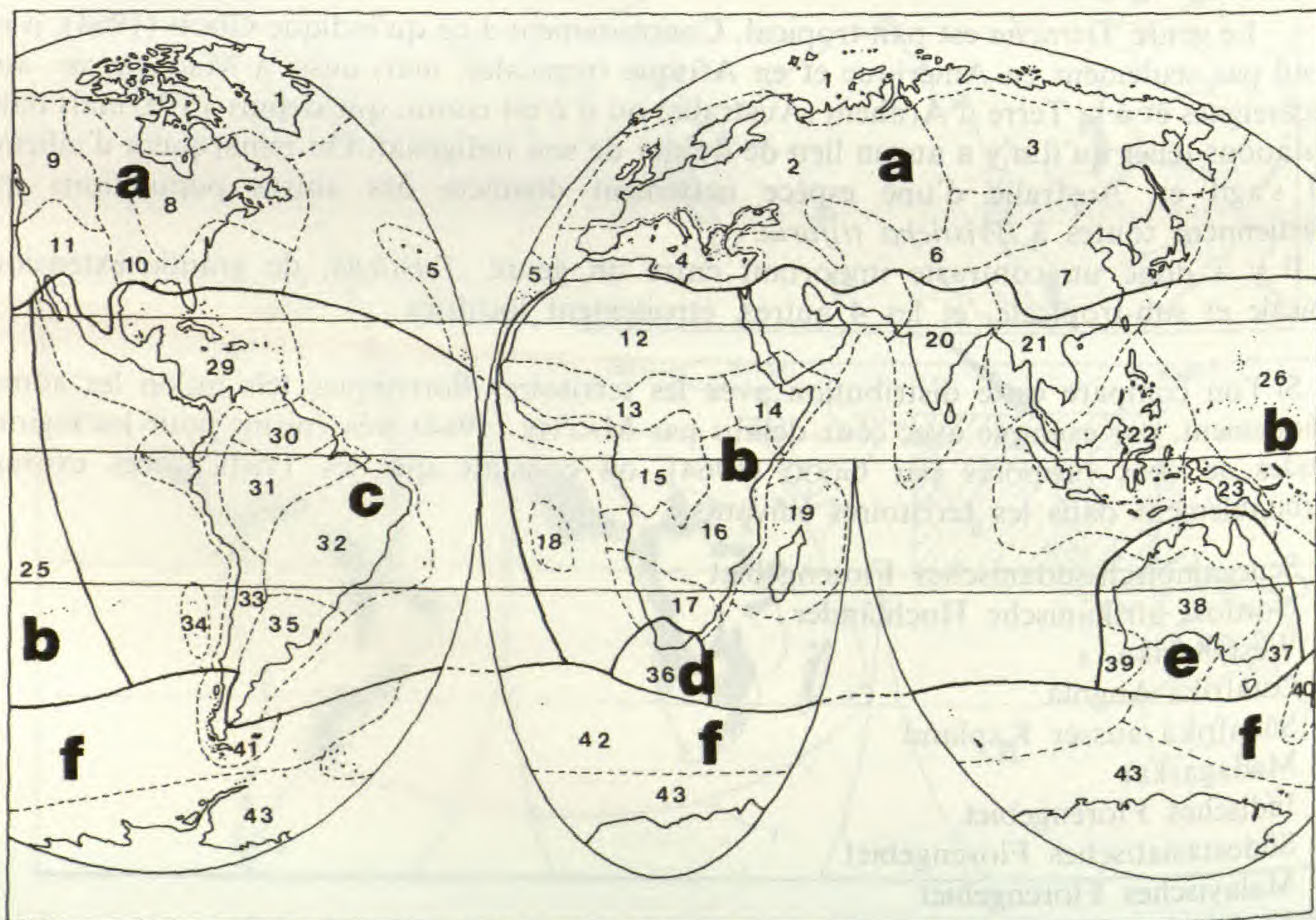


Fig. 2. — Territoires floristiques d'après Mattick (1964). Les traits épais continus délimitent les 6 Empires floraux, les tiretés, les Régions florales, et les numéros correspondent à la terminologie de Mattick.

note that there do not appear to be any submerged hydrophyte of pan-tropical rather than cosmopolitan distribution » (SCULTHORPE, 1967).

L'aire des Tristichacées s'étend, avec des lacunes, du Tropique du Cancer au 35° degré de latitude Sud, c'est-à-dire qu'elle occupe la zone théoriquement intertropicale, avec deux extensions au Sud, en Amérique et en Afrique. Cette définition « mathématico-solaire » (SCHNELL, 1970) recouvre un critère rigide passablement inadapté dans l'étude du peuplement végétal. VON WISSMANN (1948) adopte comme définition du monde tropical l'absence de gelée. Nous avons reproduit (Fig. 3) ses données, en les modifiant d'après des auteurs plus récents, notamment RAMDAS (1974) pour le sous-continent indien. La limite nord de l'aire des Tristichacées correspond tout à fait à l' « absolute Frostgrenze » de VON WISSMANN. Par contre il existe des *Tristicha trifaria* en Uruguay (Rios Uruguay et Negro), en Argentine (Rio Parama et Sierra de Misiones) et, en abondance, dans la Serra do Mar du Sud brésilien, zones où il existe « au moins un jour de gel par an » (définition de VON WISSMANN), en tous points. Il y en a, de façon comparable, à la frontière entre Angola et Namibie, dans le Rio Cunene, dans la mesure où les ennoyages artificiels prévus n'ont pas encore supprimé les chutes et les rapides ainsi que cela s'est produit pour la seule station égyptienne (Assouan). On remarquera aussi que *Tristicha trifaria* atteint 1 950 mètres d'altitude près du lac T'ana Hàyk' (lac Tana) en Ethiopie.

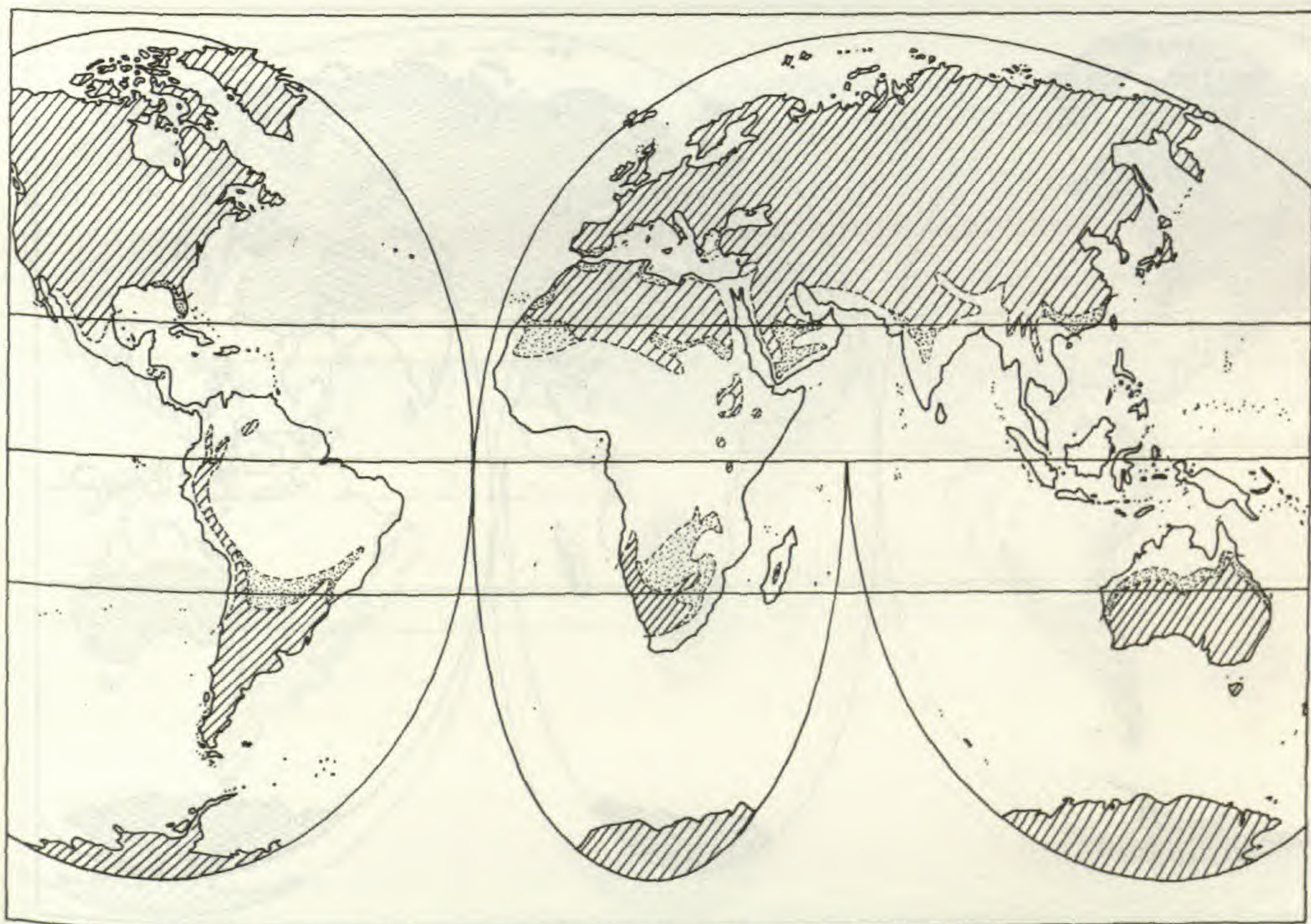


Fig. 3. — Limites de gel selon VON WISSMANN (1948) modifié notamment d'après RAMDAS (1974). En hachures, zones où il existe en tous points au moins un jour de gel par an; en pointillés, zones où ce jour de gel n'existe qu'en certains points.

Les Tristichacées échappent à l'effet du gel, dans ces zones marginales de leur aire, probablement grâce à leur habitat aquatique. La plus grande partie de chaque population, en hiver (climatique), est submergée et en repos végétatif, dans une strate où les variations de température sont lentes et peu marquées. Ces deux caractéristiques sont favorables à leur survie ; seuls les individus périphériques de chaque population (CUSSET & CUSSET, 1988*a*) sont affectés par le gel et probablement disparaissent. Ils seront remplacés, quand la température redevient favorable, par les pousses issues des bras protocormiaux (CUSSET & CUSSET, 1988*b*) qui s'étendent vigoureusement en toutes directions. Le gel, tel que compris par VON WISSMANN, apparaît ainsi plus comme un facteur limitant la taille de chaque population, au sud de l'aire générale, et éventuellement l'installation d'une nouvelle population sur les côtés des cours d'eau, que comme le facteur limitant l'aire des Tristichacées.

Il en est de même de la température moyenne mensuelle vraie (et non des isothermes toujours rapportés au niveau de la mer). Si l'on considère le mois le plus froid (hiver climatique) on voit que les territoires où cette température est toujours supérieure à 15° C (Fig. 4) coïncident bien avec l'aire générale des Tristichacées. Là encore il faut faire exception pour les populations de *Tristicha trifaria* du Sud de l'Amérique du Sud (Uruguay notamment) et aussi pour celles du Shaba (au Zaïre).

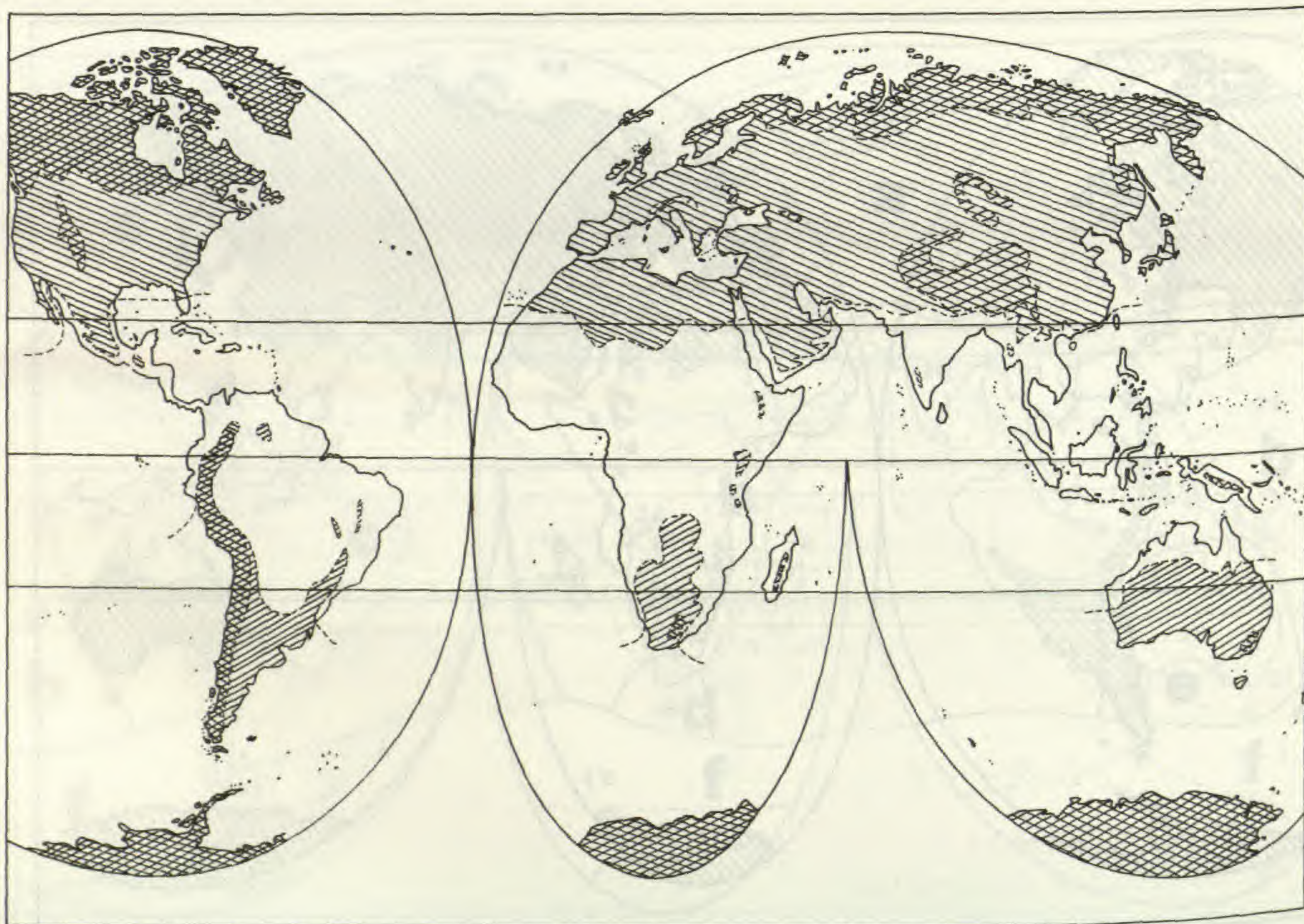


Fig. 4. — Température moyenne mensuelle vraie. En hachures ascendantes de gauche à droite, températures de juillet (hiver austral) inférieures à 15° C ; en hachures ascendantes de droite à gauche, températures de janvier (hiver boréal) inférieures à 15° C.

Le facteur thermique n'explique donc qu'assez imparfaitement la répartition des Tristichacées. En effet, dans ce qui précède nous avons indiqué quelles sont les anomalies « positives », les zones où existent des Tristichacées alors qu'on aurait pu croire ne pas les y rencontrer, mais il existe aussi des anomalies « négatives », plages où sont absentes ces plantes. C'est ainsi qu'il n'a jamais été rencontré de Tristichacées en Insulinde, territoire qui d'après les critères précédents y serait favorable. VAN STEENIS (1981) qui a étudié tout spécialement les rhéophytes de cette dition note que, contrairement aux autres rhéophytes, les *Podostemopsida* y sont très rares. La seule explication qu'il puisse proposer est : « Podostemaceae occur in a two-seasonal climate as they need to have a high-water season for their vegetative growth and a low-water season for their sexual reproduction... the everwet climate of the tropical rain forest must be an obstacle for their scarcity in the big rain-forest belt in West Malaysia and eastwards of it ». Cette explication ne peut être réellement prise en compte quand on examine la répartition mondiale des Tristichacées (et des Podostémacées) qui se rencontrent fréquemment en forêt dense humide (comparer la Figure 1 avec la figure 2 de RICHARDS, 1952). Si l'on prend en compte la classification des climats de KÖPPEN, telle que modifiée par TREWARTHA, on constate que les climats « constantly moist : rainfall of the driest month is at least 60 mm » incluent le Massif des Guyanes, le Cameroun et le Gabon, et la Péninsule de Malacca, zones où existent en abondance des *Podostemopsida*, comme l'Insulinde d'où elles sont absentes.

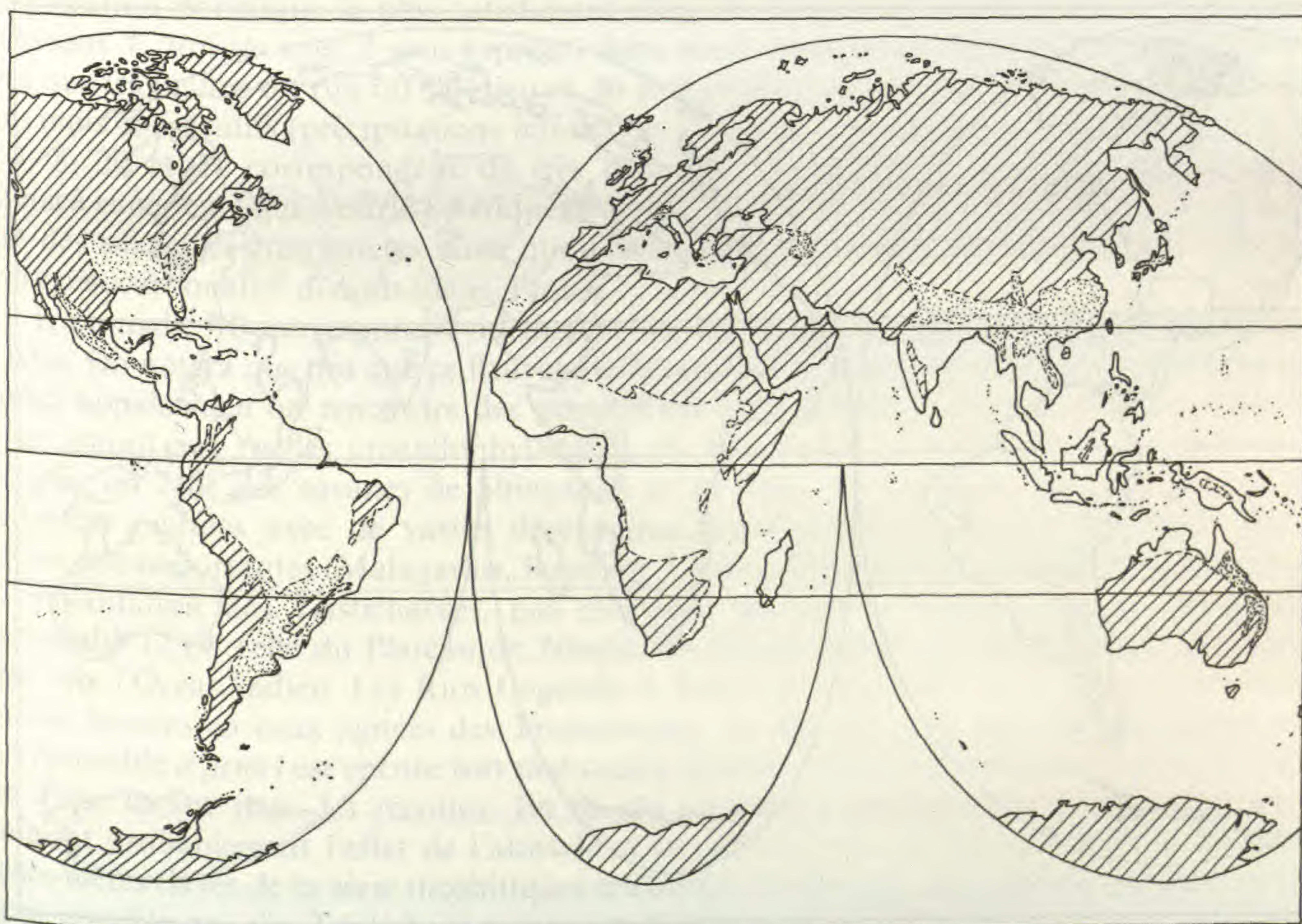


Fig. 5. — Climatologie selon le système de KÖPPEN modifié par TREWARTHA. Les zones en blanc correspondent aux climats tropicaux humides Af et Aw et les zones en pointillés aux climats sub-tropicaux humides Ca et Caf.

Il faut remarquer que dans cette classification, la plus satisfaisante actuelle, l'aire des Tristichacées, à l'exception des anomalies négatives, coïncide très correctement avec les climats tropicaux humides cotés Af et Aw et sub-tropicaux humides cotés Ca et Caf (Fig. 5). La partie Sud de l'aire sud-américaine, inexpliquée par le seul facteur thermique, trouve sa justification quand on examine de façon synthétique plusieurs composantes du climat. Par contre les Tristichacées du Rio Cunene et la station d'Assouan, disparue pour d'autres raisons, se trouvent dans un climat « Bw », c'est-à-dire « desert or arid climate ». Il va de soi qu'échappent, très localement, à cette définition les puissants cours d'eau que sont le Nil et le Rio Cunene.

Nous sommes donc amenés à nous intéresser plus particulièrement aux caractéristiques hydrographiques, ce qui est bien normal dans l'étude de rhéophytes. Le caractère le plus synthétique est le « run off » défini par MARKOVA (1974) comme la différence en mm/an^{-1}, rapportée au bassin versant total, entre précipitations d'une part et d'autre part évapotranspiration et infiltration profonde dans le sol : c'est la quantité d'eau disponible pour le débit des cours d'eau. Si l'on porte (Fig. 6) les zones où ce run off est supérieur à 50, et qu'on fasse la comparaison avec la distribution des Tristichacées (Fig. 1) on note une très bonne conformité de ces aires géographiques. Les exceptions positives sont celles de la boucle du Niger, du bas Rio Cunene, du Zambèze et de son affluent le Kafuè, et du Nil (Fig. 7). Il est évident que la

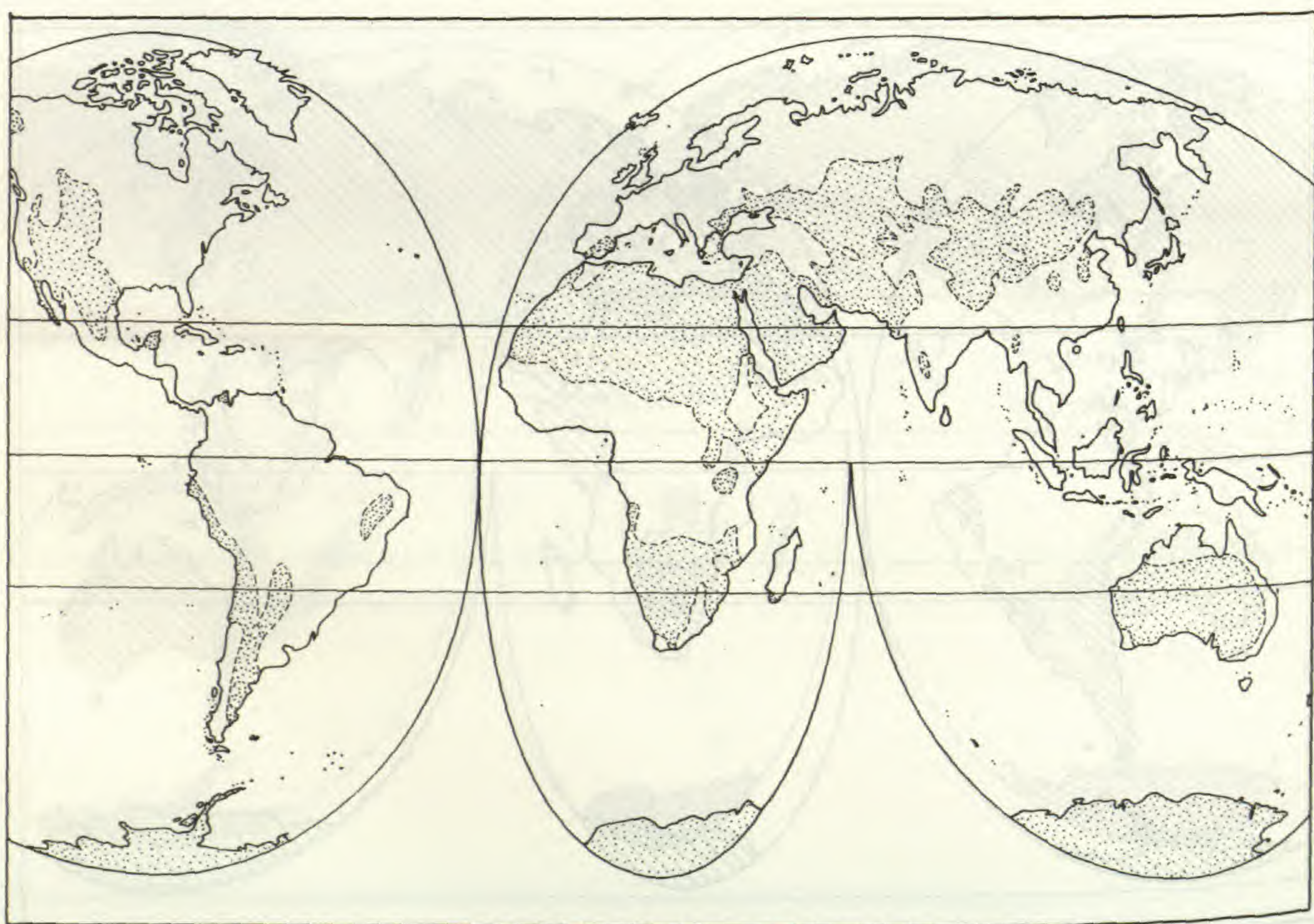


Fig. 6. — Run off en mm/an^{-1} rapporté au bassin versant total, selon MARKOVA (1974). Les pointillés indiquent les régions où ce run off est inférieur à 50.

définition de MARKOVA, tout à fait convenable pour l'estimation de ressources en eau, doit être pondérée par la densité des fleuves et des rivières dans chaque bassin versant pour avoir le débit réel de chacun d'entre eux. Les figures 58, 59 et 60 de RYBKINA (1976) qui indiquent « variations in water volume along the course » pour le Nil, le Niger et le Zambèze expliquent fort bien ces apparentes anomalies positives. Il en est probablement de même pour le Rio Cunene qui prend sa source sur le Plateau de Bié, très au Nord de la limite du run off inférieur à 50.

A l'intérieur de ces zones climatiquement favorables (Fig. 5) les anomalies négatives concernent l'Amazonie, le Bassin du Congo et une bonne part de l'Asie du Sud-Est, surtout l'Insulinde mais aussi les Ghats orientaux, la Birmanie et la majeure partie de l'Indochine, et la Péninsule du Cap York en Australie. Si cette absence de Tristichacées, inféodées aux chutes et aux rapides, se comprend fort bien dans les Bassins plats de l'Amazone et du Congo, il n'en est pas de même pour les Ghats orientaux, la Chaîne de l'Arakan, les Monts Dawnara et Bilauktaung, la Cordillère annamitique et les nombreuses chaînes montagneuses de l'Insulinde, où les torrents ne manquent pas. Nous reviendrons sur ce point.

B. LE GENRE TRISTICHA

Essayons d'entrer plus dans le détail sur le cas de l'Afrique dont nous pensons le degré d'exploration floristique le plus satisfaisant (Fig. 7). Toutes les populations de *Tristicha* (ici seulement *T. trifaria* avec 2 sous-espèces) dont nous connaissons l'existence y ont été portées ainsi que les limites du run off inférieur à 50 et les zones où la durée de la saison sèche excède trois mois consécutifs (précipitations inférieures à 10 mm). Les anomalies négatives 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 20 et 21 correspondent de très près à la transgression cénomanienne-sénonienne (Crétacé supérieur) qui a ourlé l'Afrique de petits bassins de roches calcaires. Les Tristichacées sont des silicicoles très strictes ainsi que l'indique, entre autres, leur incapacité à utiliser les hydrogénocarbonates dissous dans l'eau.

L'anomalie 10 correspond évidemment au Bassin du Congo, très plat et dépourvu de rapides. On notera que dès que ce fleuve atteint son bief aval qui traverse des schisto-quartzites à relief appalachien on rencontre des populations de *Tristicha* et que ses affluents, dans leur partie amont sur roches cristallophylliennes en sont riches. L'anomalie 11, au Sud du lac Victoria, est celle des savanes de Shinyanga et du Fipa, en Tanzanie. Ce sont des plateaux mollement ondulés avec de vastes dépressions marécageuses et on n'y rencontre que des rivières peu importantes (Malagarasi, Rungwa, Ugala), dont le cours calme n'est pas favorable à l'implantation des Tristichacées, pas plus que ne l'est la longueur de la saison sèche. L'anomalie 12 est celle du Plateau du Niassa, au Mozambique, qui descend très progressivement vers l'Océan indien. Les Rios Lugenda et Lurio ont un cours tranquille qui ne convient pas aux besoins en eaux agitées des Tristichacées. Le Rio Rovuma dont le bief amont serait plus favorable *a priori* est encore fort mal connu (EXELL, 1960) et il se pourrait qu'il ne s'agisse que d'une lacune dans les récoltes. En ce qui concerne l'anomalie 13, il faut noter que se cumulent probablement l'effet de l'altitude et la pauvreté des récoltes plus que la nature des roches-mères (laves de la série tholéiitique) seulement localement relativement basiques. Il nous paraît possible que des Tristichacées existent dans la partie supérieure du Gogeb, de l'Akobo ou du Shebele. La lacune 14 est, bien évidemment, due à des facteurs climatiques, notamment aux températures moyennes mensuelles trop basses en hiver.



Fig. 7. — Répartition de *Tristicha trifaria* en Afrique : **1**, transgression crétacé-éocène du Bas Nigeria ; **2**, transgression crétacée du Bas Ogooué ; **3**, transgression crétacé-éocène de l'embouchure du Congo ; **4**, transgression crétacée de Lobito ; **5**, transgression turonienne du Cape Seal ; **6**, transgression crétacée du Fish Hoek ; **7**, transgression crétacée des Monts Lebombo ; **8**, transgression crétacée des Monts Mulanje ; **9**, plateau de Jos (= plateau bauchi) ; **10**, Bassin du Congo ; **11**, steppe de l'Iwembere ; **12**, plateau du Niassa ; **13**, plateaux éthiopiens ; **14**, anomalies du Maghreb ; **15**, anomalie du Niger ; **16**, anomalie du Rio Cunene ; **17**, anomalie du Zambèze ; **18**, anomalie du Fleuve Tana ; **19**, station (disparue) d'Assouan ; **20**, transgression crétacée de Bissau ; **21**, transgression crétacée de Basse Côte d'Ivoire. — A : run off < 50 mm/an ; B : saison sèche > 3 mois consécutifs ; C : subsp. *trifaria* ; D : subsp. *pulchella*.

Les anomalies positives 15, 16, 17 et 18 ont déjà été évoquées précédemment. L'existence, ancienne, d'une population stérile de *Tristicha trifaria* à Assouan (19), appartenant à la sous-espèce *pulchella* comme les populations aux limites du Bahr el Ghazal dans des affluents du Nil blanc, le Sue Jur notamment, pourrait s'expliquer par un transport, le long du fleuve, par une crue exceptionnelle et l'existence à la première cataracte de syénites (dont c'est la localité-type) : « les torrents des montagnes emportent souvent dans les plaines des espèces qu'on est étonné d'y trouver. Ce sont des cas frappants, notés par tous les Botanistes, mais dont l'importance est presque nulle en géographie botanique » (DECANDOLLE, 1840).

L'exemple de l'Afrique nous conduit à penser que le genre *Tristicha* y occupe la totalité des stations répondant aux conditions suivantes :

a) climat tropical ou sub-tropical humide;
b) moins de 3 mois de saison sèche;
c) run off supérieur à 50 mm/an^{-1} par bassin versant;
d) eau non dure, ce qui exclut les régions à roches calcaires ou à laves basiques et, sur une certaine distance, les rivières qui en descendent;
e) dénivelés suffisants, ou rupture de pente (cascades ou rapides),

et se rencontre également dans de grands fleuves répondant aux critères *d* et *e*, qui échappent eux-mêmes de façon très locale aux critères *a*, *b* et *c*.

La seule exception est celle du Plateau bauchi (= Plateau de Jos) au Nigeria (9 sur la Figure 7). C'est un énorme bastion de roches cristallophylliennes atteignant 1000 mètres d'altitude, entaillé de gorges profondes que dominent des pentes abruptes, et pourvu de rivières importantes (Kaduma, Mariga, Mada, Gongoba, Gana...) avec un climat tropical humide. L'absence de récoltes de Tristichacées dans une région assez bien explorée botaniquement n'y est nullement compréhensible par les causes actuelles. Nous verrons en conclusion une autre possibilité.

Les conclusions obtenues sur l'exemple de l'Afrique s'appliquent bien à l'Amérique du Sud et du Centre. *Tristicha* est absent de la Presqu'île du Yucatan (couverture sub-horizontale calcaire), des Péninsules de Guajira et de Paraguana (sécheresse marquée par une végétation à épineux), des Bassins de l'Orénoque et de l'Amazone (trop plats), du domaine des caatingas et des cerrados du Nord-Est brésilien (run off insuffisant et saison sèche marquée), mais aussi de la région des forêts d'*Araucaria* du Sud du Brésil, où pourtant le cours supérieur du Rio Paraguay devrait en posséder. Il semble, comme nous en verrons en Asie un autre exemple, qu'il y ait incompatibilité entre une végétation terrestre à conifères et la présence de Tristichacées dans les rivières qui la traversent. Ses limites à l'Ouest et au Sud sont évidemment dues à la fraîcheur du climat.

L'absence de *Tristicha* en Insulinde, alors qu'il existe dans la Terre d'Arnhem, pourrait être liée à la structure géologique de cette région, très affectée par des orogenèses mésozoïques et où les calcaires ne sont pas rares (Chaîne de Meratus à Bornéo, calcaires miocènes et pliocènes de Java et de Flores, calcaires triassiques de Timor et de Sulewesi et oligocènes de la Nouvelle-Guinée). Par ailleurs, ses volcans se caractérisent le plus souvent par des laves des séries calco-alcaline (Indonésie) ou alcaline (Nouvelles-Hébrides, Iles Salomon, ride de l'Izu-Bonin). De même les laves de l'Irian Jaya- New Papua appartiennent à la série shoshonitique.

Toutes ces roches-mères sont riches en bases échangeables (ancienne « Province pacifique calco-alcaline » des Géologues) et les cours d'eau qui les traversent probablement d'eaux trop dures pour que les Tristichacées puissent s'y installer. Il ne s'agit cependant que d'une hypothèse.

Il faut également souligner que le genre *Tristicha* existe (anomalie positive) dans 3 ou 4 îles. On le rencontre dans six torrents sur le Pinar del Rio, à Cuba, à 400 km des côtes du Yucatan et à environ 1000 km des localités continentales les plus proches (Honduras). C'est un relief peu important, siliceux, remarquable par la présence de plusieurs genres à aire disjointe (*Befaria, Kalmia, Quercus*), souvent avec une spéciation très localisée (*Pinus tropicalis, Vaccinium cubense, Pieris cubensis*...).

Tristicha est abondant à La Réunion et à l'Ile Maurice et a peut-être été récolté il y a près de 2 siècles à la Grande Comore (étiquetage d'herbier très douteux). Les volcans de La Réunion et de l'Ile Maurice ont des laves de la série tholéiitique, comme le Drakensberg en Afrique du Sud, relativement acides et qui ne s'opposent pas plus que le climat à la présence des *Tristicha*. Il n'en demeure pas moins que ces populations sont à environ 1000 et 1200 km des populations malgaches et à 2600 et 2800 km des populations continentales les plus proches. Van Steenis (1981) à propos des *Tristicha trifaria* de l'Ile Maurice suppose qu'il peut s'agir d'un « small foundered or drifted continental block originally belonging to Gondwanaland, later volcanized and thus obliterating its continental origin ». Rivals (1952), Géologue de formation, avant que l'on ne parle de la dérive des continents, envisageait comme possible que certaines espèces de La Réunion (il ne cite pas dans ses listes de *Podostemopsida*) aient « pu préexister en partie sur un socle continental aujourd'hui disparu... la distribution de certaines espèces et d'assez nombreux genres paraît être un souvenir de très lointaines périodes géologiques ». Pour de nombreux Géologues actuels, ces îles appartiennent effectivement à un micro-continent « de l'Arc des Seychelles », très voisin de la pointe Sud de l'Inde avant la fragmentation du Gondwana (Pinot, 1968). On notera cependant qu'il n'a jamais été trouvé de *Podostemopsida* aux Seychelles elles-mêmes où nous en avons cherché en vain à Mahé et à Praslin.

C. LES AUTRES GENRES

A la lumière de ce que nous venons de voir pour le genre *Tristicha* les anomalies négatives signalées plus haut pour les autres genres peuvent-elles maintenant s'expliquer ?

Le genre *Weddellina* est endémique du bouclier antécambrien des Guyanes (Fig. 1, carton C). Il semble absent des Plateaux de la Gran Sabana et de la Serra Parima. Ces régions correspondent au « domaine des savanes intérieures des Guyanes » (Schnell, 1987) sur des grès déposés sur le bouclier cristallophyllien. Ces « grès du Roraïma », calcaires, avaient été attribués au Crétacé mais une datation plus récente leur attribue un âge très ancien (1700 MA). L'analyse de Steyermark (1979) montre que la flore de ce bouclier, inclus les grès du Roraïma, possède de nombreux genres à distribution « ouest-gondwanienne-américaine » ou « australasienne-malaise-américaine », conclusion identique à celle de Bassett-Maguire (1970). *Weddellina* occupe toutes les stations disponibles sur ce très vieux bouclier, à l'exception des surfaces

calcaires plates qui lui sont défavorables, ce en quoi il manifeste les mêmes aptitudes écologiques que *Tristicha*.

Le genre *Malaccotristicha* est étroitement endémique des montagnes du Kelantan (Sud de la Péninsule malaise) dans des rapides à gros blocs (« boulders ») granitiques. Le genre *Indotristicha* se rencontre dans les Ghats occidentaux (Karnataka, Tamil Nadu, Kerala) où il est assez abondant en ce qui concerne *I. ramosissima* et très rare pour *I. tirunelveliana* (une seule station connue). Il est endémique du bourrelet du vieux socle gondwanien métamorphique (gneiss et charnokites) et particulièrement de son rebord Ouest. Les Ghats orientaux ont une pente beaucoup moins forte et sont formés par des roches souvent très basiques (alkali-syénites, kodurite, calc-granulites). Ces facteurs suffisent à expliquer l'absence de Tristichacées dans cette dition.

Le genre *Dalzellia* a une répartition nettement discontinue dans le Sud asiatique. *D. ceylanica* existe dans les Ghats occidentaux et au Sri Lanka, *D. carinata* et *D. diversifolia* ont été récoltés dans les torrents descendant du Plateau des Boloven et dans les chutes du Mae Nam Mun (= rivière de Ubon) en Indochine, et *D. sessilis* est endémique de la rivière Ting dans le Fujian (= Foukien), en Chine du Sud-Est, sur le horst de Fuxian d'âge pré-sinien. Dans tous ces cas les roches-mères sont cristallophylliennes. Si l'on tient compte des limites climatologiques globales (Fig. 5) et surtout des températures mensuelles moyennes vraies (Fig. 4) on constate que l'anomalie négative la plus nette concerne le Chaîne de l'Arakan Yoma, en Birmanie. Elle est constituée de sédiments triassiques et crétacés, bordés de serpentines, roches beaucoup trop basiques pour l'établissement des Tristichacées. Le gel semble pouvoir expliquer leur absence des montagnes précambriennes du Yunnan dont la végétation mêlée de fruticées à *Rhododendron simsii* et *R. decorum* et de forêts de conifères (*Pinus, Picea, Abies*) témoigne d'un climat assez froid. Une allélopathie due aux résineux n'est peut-être pas à exclure aussi. Aucune cause actuelle ne peut expliquer l'absence de *Dalzellia* de la Péninsule malaise, où existe le genre voisin *Malaccotristicha*. Quant à son absence de l'Insulinde, les mêmes raisons que celles invoquées plus haut à propos du genre *Tristicha* semblent à retenir.

Nous voyons, en conclusion, que la même sensibilité aux ions alcalins qui expliquait des anomalies négatives pour le genre *Tristicha* caractérise les autres genres de Tristichacées. S'y ajoutent, comme pour le genre *Tristicha*, des limites d'aires dues à l'incapacité des Tristichacées à résister à de trop longues périodes de sécheresse, à une température moyenne trop froide, à un run off insuffisant ou à une trop grande planéité du relief. Les disjonctions d'aires du Sud de l'Asie ne sont cependant pas complètement expliquées par ces causes actuelles.

Il est important de noter que l'inféodation des Tristichacées au milieu aquatique et leur très courte période de floraison à la décrue des eaux entraînent un véritable isolement reproductif entre les diverses populations. En effet, cette décrue est étroitement liée au rythme des saisons et indirectement à la date de la mousson, particulièrement à l'arrivée de la saison sèche à des dates variables sur une aire globale aussi vaste. Les poissons vivant uniquement dans les rivières à cours très rapide dans la même région présentent de très comparables disjonctions d'aire, bien que semblant moins sensibles aux ions alcalins (Jayaram, 1974), avec une semblable spéciation générique.

II. DEGRÉ D'AVANCEMENT MORPHOLOGIQUE

Est-il possible de savoir, sans tenir compte de la distribution géographique, quel degré d'évolution morphologique a été atteint par chaque genre de Tristichacées, éventuellement par chaque espèce ? Le premier problème qui se pose est évidemment celui des caractères à prendre en compte, à l'intérieur d'une famille assez homogène et de morphologie très particulière.

A. WEDDELLINOIDÉES ET TRISTICHOIDÉES

Examinons d'abord *Weddellina*, en comparaison avec les autres genres qui constituent les Tristichoidées (Tableau 1). La présence de nombreuses bractéoles en disposition spiralée chez *Weddellina* est certainement plus primitive que celle de 2 bractéoles sub-opposées ou leur absence dans les Tristichoidées. Cependant les bractéoles de *Weddellina* sont écailleuses alors que celles d'*Indotristicha ramosissima* sont à l'état « ramulus » plus primitif morphologiquement (CUSSET, 1969 ; CUSSET & CUSSET, 1988*b*).

TABLEAU 1 : Différences entre *Weddellina* et les autres Tristichacées.

	WEDDELLINA	AUTRES TRISTICHACÉES
Bractéoles	4 à 10 en spirales	2 ou 0 sub-opposées
Tépales	5	3
Etamines	5 à 25	3 à 1
Pollen	ellipsoïdal 3-colporoïdé	sphéroïdal 8 à 12 foramens
Ovaire	2 loges	3 loges
Pousses	spécialisées	non spécialisées
Branchies	présentes	absentes
Stomates	présents	absents ?
Canaux sécréteurs	présents	absents ?

L'existence de 5 tépales dans *Weddellina* (au lieu de 3) pourrait être considéré comme un trait primitif, dû à la réduction du nombre de pièces florales. Au Cénomanien, on connaît des périanthes à 5 pièces, mais aussi à 6 (FRIIS & CREPET, 1987) et à l'Albien, plus ancien, il existe des fleurs à partie basale mal conservée à 3 étamines, comme des fleurs à 5 étamines entourées d'un nombre mal défini d'écailles.

Dans *Weddellina* il semble que l'on ne doive pas interpréter l'existence possible de 15, 20 ou 25 étamines comme plus primitive que celle de 5, cas que l'on y rencontre aussi. Ces étamines sont sur un seul cycle, souvent assez mal défini. En effet les étamines surnuméraires se développent plus tardivement, au sens ontogénique, que les 5 primordiales, et parfois leurs ébauches ne s'intercalent qu'avec difficulté entre les ébauches plus âgées. Il nous semble que cette ontogénie pourrait être interprétée comme l'indice d'une multiplication secondaire du nombre d'étamines.

Le pollen de *Weddellina*, d'après VAN ROYEN (1950), est ellipsoïdal, 3-colporoïdé, et celui des Tristichoidées (*Tristicha, Indotristicha, Dalzellia*) sphéroïdal et 8- à 12-foré. Il ne semble pas que l'on puisse relier simplement ces deux types polliniques. Le pollen « boat-shaped », bilatéral et 3-colporoïdé de *Weddellina* est comparable à ce que l'on connaît dans le « Mesozoic level of aperture » de KUPRIANOVA (1969) et d'un type certainement primitif pour une Angiosperme. Mais il existe aussi des familles magnoliacéennes (Chloranthacées, Aristolochiacées) et des Alismatales à pollen radiosymétrique et polyporé. Il se pourrait que plus qu'une indication sur l'ancienneté relative de ces deux sous-familles, leurs pollens nous montrent une divergence très ancienne, analogue à celle entre les familles les plus primitives des *Magnoliopsida* et des *Liliopsida* (WALKER, 1974). L'existence simultanée dans les *Podostemopsida* de pollens en monade ou en dyade, peut-être en filaments d'après des observations anciennes (SCHLEIDEN, 1844), inaperturés, 3-colpés, 3-colporoïdés, zonocolpés, oligo- ou polyporés plaide pour leur grande ancienneté.

Il paraît bien difficile de savoir sûrement si un ovaire à 2 loges est moins avancé morphologiquement qu'un à 3 loges, ou réciproquement. Pour CRONQUIST (1968) une « gradual reduction in carpel number » suit généralement la marche de l'évolution. Les ovaires syncarpes du Cénomanien ont 3 ou 5 loges, mais on rencontre à l'Albien un ovaire à 2 loges (SAMYLINA, 1960) et même, à l'Hauterivien, le *Gurvanella dictyoptera* a été interprété comme ayant un ovaire syncarpe biloculaire (KRASSILOV, 1982), mais FRIIS & CREPET (1987) doutent de sa nature angiospermienne. On remarquera que, très exceptionnellement *Tristicha trifaria* subsp. *trifaria* présente un ovaire à 4 loges et à 4 styles (*exsiccatum Perrier 10560* de l'Ouest de Madagascar).

Les « branchies » de *Weddellina* (CUSSET & CUSSET, 1988*b*) ont souvent été comprises comme provenant d'une adaptation darwinienne au milieu, favorisant l'absorption des gaz dissous, et, à ce titre, seraient un caractère évolué. Inversement, devant l'étonnante absence d'adaptations dans les *Podostemopsida* (WILLIS, 1914; ARBER, 1920) on pourrait aussi penser qu'il s'agit de pleuridies (CHADEFAUD, 1949, 1968) analogues à celles des Algues ou des Bryophytes. Les feuilles phyllidiennes représentées par cet auteur ont une morphologie, une position et une structure tout à fait analogues à celles des branchies de *Weddellina*. Dans cette hypothèse, les branchies seraient relictuelles.

L'observation de stomates dans le *Weddellina* et leur absence dans les Tristichoidées ne permet pas de conclusions bien fermes. Ils sont extrêmement rares, observés pour la première fois en 1987 (CUSSET & CUSSET, 1988*b*) et il est possible que, simplement, ils n'aient pas encore été vus dans une Tristichoidée. La présence, enfin, de canaux sécréteurs dans les bras protocormiaux de *Weddellina* serait éventuellement à considérer comme primitive, mais de façon très prudente.

En conclusion, un ensemble de critères, tous à valeur passablement incertaine, pourrait laisser penser que le degré d'avancement morphologique de *Weddellina* est inférieur à celui des Tristichoidées. Cependant l'existence dans ce genre de pousses fertiles et stériles très spécialisées et de morphologies bien différentes est très probablement plus évoluée que la structure sur ce point indifférenciée des Tristichoidées. Nous ne voyons aucune autre possibilité que de conclure à une divergence très ancienne entre Weddellinoidées et Tristichoidées, chaque sous-famille ayant évolué morphologiquement pour son propre compte.

B. LES TRISTICHOIDÉES

Deux démarches sont possibles dans l'analyse des relations entre Tristichoidées :

— retenir un grand nombre de caractères et en faire une analyse phénétique;
— choisir les critères semblant opportuns.

Dans la première approche, une étude par agrégation (« clustering ») est très facile, mais elle exige au minimum une quarantaine de caractères (WATSON et al., 1967) et le choix de la métrique est des plus subjectifs. Dans les Tristichoidées, il est impossible de trouver plus d'une dizaine de caractères qui ne soient pas qualitativement identiques pour tous les genres de cette sous-famille. En un premier temps, nous les avons tous examinés, puis nous en avons écarté deux.

Le premier est le caractère fleur solitaire/fleurs groupées. On peut également envisager une réduction numérique d'une inflorescence initiale ou une ramification secondaire du primordium floral (pousse de renfort, dans la terminologie de TROLL). Nous penchons pour la seconde solution dans le cas de *Tristicha trifaria* subsp. *tlatlayana*, seule Tristichoidée à avoir des fleurs groupées, mais sans pouvoir le justifier. Le second caractère écarté est celui de fleur sessile/fleur pédicellée. L'existence d'un pédicelle floral peut être considéré comme due à l'intercalation secondaire d'un méristème formé *de novo*, mais son absence, dans le seul *Dalzellia sessilis*, peut également être comprise comme résultant d'une inhibition secondaire d'un méristème intercalaire habituel. Il ne nous a pas été possible de procéder à une étude ontogénique sur ce point, les échantillons disponibles étant rarissimes et trop âgés.

Les critères retenus sont :

— thalle de type habituel/de type *Dalzellia ceylanica*. Dans ce dernier cas il existe des bras protocormiaux à valeur mixte, caulinaire et hypocotylaire et une confluence secondaire de ces bras;
— absence/présence d'une cupule formée par une croissance localement fortement dissymétrique du bras protocormial;
— absence/présence d'une cupule formée par la coalescence latérale d'écailles;
— bractée florale sous forme de ramulus/sous forme d'écaille;
— bractéoles sous forme de ramuli, de 2 écailles ou absentes;
— stipules ramuliformes, écailleuses ou absentes;
— nombre d'étamines (de 3 à 1);
— miniaturisation générale de la plante.

Nous envisageons le degré d'avancement de chacun de ces critères (Tableau 2).

Il ne nous a pas paru possible de pondérer ces critères et nous les considérons ici comme de valeur égale. La cotation pour un Indice d'avancement (SPORNE, 1949) a été faite de deux façons, équivalentes (Tableau 3) mais donnant des impressions subjectives différentes (Tableaux 4 et 5). Nous avons pris en compte des groupes de populations de morphologies identiques, plus que les taxons résultant de l'analyse taxinomique classique qui sont ainsi un peu sub-divisés en entités qui n'ont pas forcément un statut taxinomique.

TABLEAU 2 : Caractères retenus pour estimer le degré d'avancement morphologique.

N°	PRIMITIF	INTERMÉDIAIRE	EVOLUÉ
1 Thalle	type habituel		type D. ceylanica
2 Cupule	sans		thalloïde
3 Cupule	sans		foliaire
4 Bractée	ramulus		écaille
5 Bractéoles	ramuli	écailles	sans
6 Miniaturisation	non		oui
7 Stipules	ramuli	écailles	sans
8 Etamines	3	2	1

TABLEAU 3 : Cotation pour l'indice d'avancement morphologique.

	COTATION A	COTATION B
Primitif	1	0
Intermédiaire	2	0,5
Evolué	3	1

TABLEAU 4 : Matrice des valeurs en cotation A.

CRITÈRE	1	2	3	4	5	6	7	8	TOTAL
Tristicha trifaria subsp. *trifaria*	1	1	1	1	2	1	1-3	3	11-13
T. trifaria à 2 étamines	1	1	1	1	2	1	1	2	10
T. trifaria subsp. *pulchella*	1	1	1	2	2	1	2	3	13
T. trifaria subsp. *tlatlayana*	1	1	1	2	3	1	3	3	15
T. australis	1	1	1	1	2	1	3	2-1	11-12
Malaccotristicha	1	1	1	1	2	3	2	1	12
Indotristicha ramosissima	1	1	3	1	1	1	2	1	11
I. tirunelveliana	1	1	3	1	3	1	2	1	13
Dalzellia ceylanica	3	3	1	3	3	1	3	1	18
D. carinata	1	1	1	1	3	1	3	1	12
D. diversifolia	1	1	1	1	3	1	3	1	12
D. sessilis	1	1	1	1	2	1	3	1-2	11-12

Les deux modes de cotation aboutissent à des classements identiques (Tableau 6). Deux remarques principales en résultent :

— Quand on examine les unités opérationnelles de rang inférieur, le classement est assez net. Les populations à 2 étamines de *Tristicha trifaria* sont relativement peu évoluées, comme l'*Indotristicha ramosissima* alors que le *Dalzellia ceylanica* apparaît comme le plus évolué. Ces constatations sont passablement triviales pour qui connaît la famille.

— Quand on s'intéresse aux genres, leurs représentants sont tout à fait dispersés dans ce classement, *Tristicha* allant du 1^{er} à l'avant-dernier rang.

TABLEAU 5 : Matrice des valeurs en cotation B.

CRITÈRE	1	2	3	4	5	6	7	8	TOTAL
Tristicha trifaria subsp. *trifaria*	0	0	0	0	½	0	0-1	1	1,5-2,5
T. trifaria à 2 étamines	0	0	0	0	½	0	0	½	1
T. trifaria subsp. *pulchella*	0	0	0	½	½	0	½	1	2,5
T. trifaria subsp. *tlatlayana*	0	0	0	½	1	0	1	1	3,5
T. australis	0	0	0	0	½	0	1	0-½	1,5-2
Malaccotristicha	0	0	0	0	½	1	½	0	2
Indotristicha ramosissima	0	0	1	0	0	0	½	0	1,5
I. tirunelveliana	0	0	1	0	1	0	½	0	2,5
Dalzellia ceylanica	1	1	0	1	1	0	1	0	5
D. carinata	0	0	0	0	1	0	1	0	2
D. diversifolia	0	0	0	0	1	0	1	0	2
D. sessilis	0	0	0	0	½	0	1	0-½	1,5-2

TABLEAU 6 : Degré d'avancement morphologique.

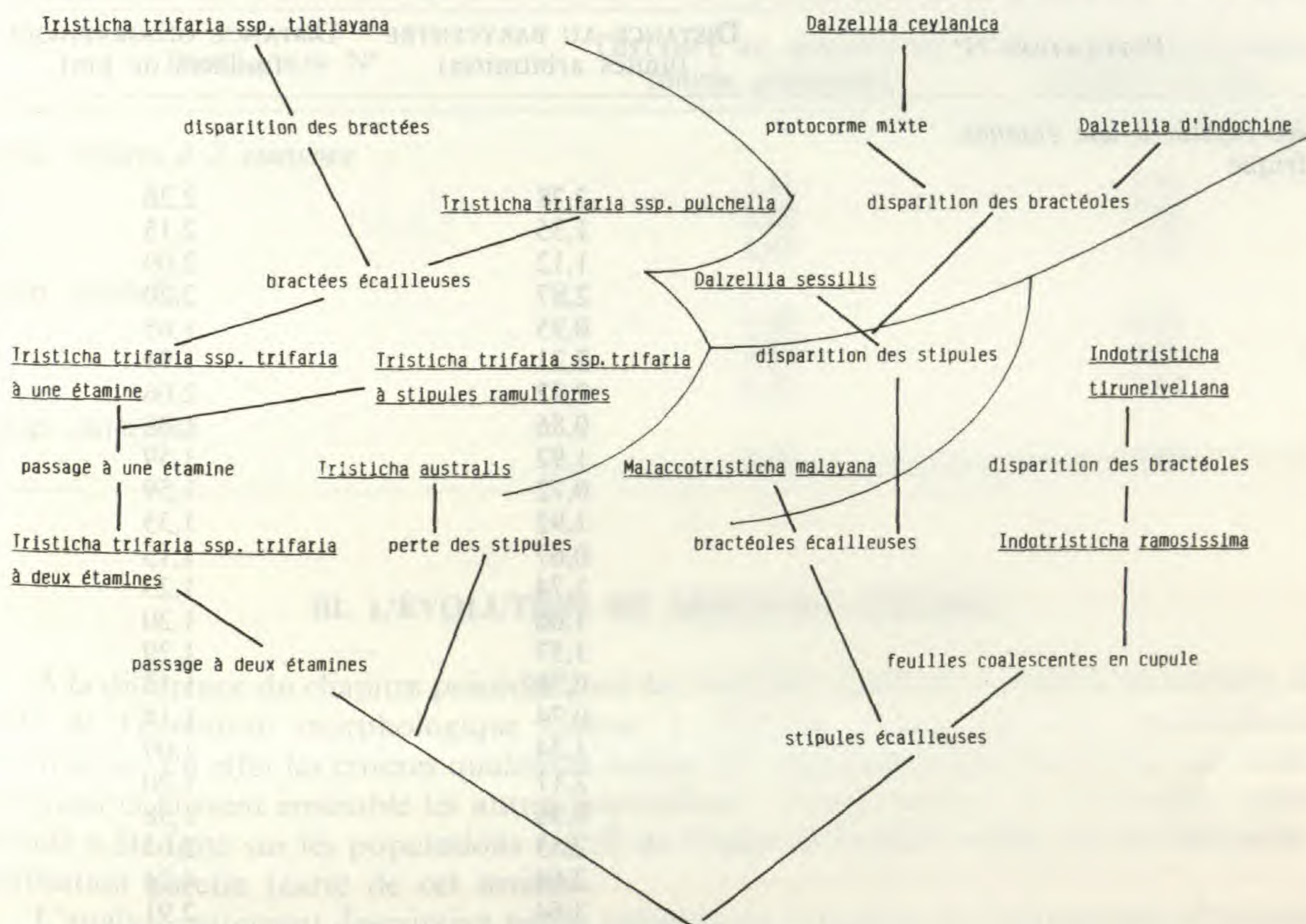
	COTATION A	COTATION B
Ancêtre hypothétique	8	0
Tristicha trifaria à 2 étamines	10	1
Indotristicha ramosissima	11	1,5
Tristicha australis	11-12	1,5-2
Dalzellia sessilis	11-12	1,5-2
Tristicha trifaria subsp. *trifaria*	11-13	1,5-2,5
Dalzellia carinata	12	2
Dalzellia diversifolia	12	2
Malaccotristicha	12	2
Tristicha trifaria subsp. *pulchella*	13	2,5
Indotristicha tirunelveliana	13	2,5
Tristicha trifaria subsp. *tlatlayana*	15	3,5
Dalzellia ceylanica	18	5

Un simple indice d'avancement ne nous fournit guère de renseignements vraiment utiles. Cela tient sans aucun doute à ce que les différents critères disponibles ont évolué différemment dans les différents genres. Nous pensons cependant vraisemblable qu'à l'échelle de la sous-famille, ce qui n'est sûrement pas exact à l'échelle de la classe, un caractère donné qui a atteint une modalité évoluée ne peut reprendre une modalité primitive. En acceptant cette hypothèse, l'arrangement le plus parcimonieux possible est celui présenté dans le Tableau 7. En plus de sa parcimonie, cet arrangement nous semble heureux pour plusieurs raisons :

— Il ne contredit en aucune façon l'indice d'avancement.

— Les unités opérationnelles représentant les divers genres se disposent de telle manière qu'il y a groupement par genre, ce qui n'a pas été recherché *a priori* dans la constitution de cet arrangement.

TABLEAU 7 : Evolution morphologique des Tristichacées. Explications dans le texte.



— Il est conforme aux intuitions des spécialistes de cette famille, pourquoi ne pas le dire? C'est ainsi que le *Malaccotristicha malayana* est proche des *Indotristicha* (opinion de DRANSFIELD & WHITMORE, 1970) et des *Tristicha* (opinions d'ASTON, 1973 et de VAN STEENIS, 1973), particulièrement de *T. australis* considéré comme intermédiaire entre *T. trifaria* et *Malaccotristicha* par ces derniers auteurs. De même *Indotristicha ramosissima* apparaît comme le plus primitif des Tristichoidées asiatiques, ce qui était déjà l'avis de WILLIS (1902), et *Dalzellia* comme le plus évolué, ce qui est l'opinion de tous les Monographes de cette famille.

Il est remarquable de constater qu'une dichotomie fondamentale sépare le genre *Tristicha* des autres Tristichoidées. Il est bien tentant de mettre ce fait en parallèle avec leurs comportements différents en ce qui regarde leurs distributions géographiques : *Tristicha* est un genre à très vaste répartition, l'une des très rares plantes aquatiques à être pantropicale, alors que les autres genres ont une distribution dans le Sud de l'Asie, en aires très distinctes (voir plus haut). Ce caractère n'a cependant absolument pas été retenu dans l'élaboration du Tableau 7.

Par ailleurs la grande variabilité interne de *Tristicha trifaria*, qui se révèle dans le Tableau 7 comme dans l'étendue de son indice d'avancement morphologique, demande une étude particulière.

TABLEAU 8 : Distance au barycentre et distance géographique.

POPULATION N°	DISTANCE AU BARYCENTRE (unités arbitraires)	DISTANCE GÉOGRAPHIQUE (milliers de km)
Subsp. *trifaria à une étamine.* Afrique		
1	2,78	2,26
2	1,35	2,15
3	1,12	2,09
4	2,87	2,20
5	0,95	1,65
6	2,21	1,91
7	2,22	2,06
8	0,86	1,88
9	1,92	1,59
10	0,72	1,59
11	1,92	1,35
12	0,67	1,15
14	1,74	1,23
15	1,06	1,20
16	1,57	1,29
17	0,78	1,15
18	0,74	1,14
19	1,24	1,09
22	2,11	1,20
23	0,96	1,88
24	2,53	2,65
25	2,64	4,24
26	3,64	2,91
27	5,31	3,41
28	3,61	3,39
29	2,72	3,15
30	4,81	3,26
31	4,84	4,35
32	5,27	4,97
33	4,45	5,06
34	6,05	6,29
Subsp. *trifaria à une étamine.* Amérique		
36	3,16	7,18
37	3,01	6,40
38	3,67	6,19
40	2,19	6,34
41	3,07	4,94
42	2,37	4,69
43	0,93	4,28
44	0,43	0,62
45	0,34	0,37
49	0,87	1,94
50	1,14	2,10
51	1,87	2,94
52	1,39	2,81
53	1,86	3,90

TABLEAU 8 (suite) : Distance au barycentre et distance géographique.

POPULATION N°	DISTANCE AU BARYCENTRE (unités arbitraires)	DISTANCE GÉOGRAPHIQUE (milliers de km)
Subsp. *trifaria à 2 étamines*		
46	1,11	1,47
47	1,19	1,56
48	1,47	1,72
Subsp. *pulchella*		
13	5,38	0,56
20	4,53	1,62
21	4,70	2,44
Subsp. *tlatlayana*		
35	5,53	7,40

III. L'ÉVOLUTION DE TRISTICHA TRIFARIA

A la différence du chapitre précédent, où des variables qualitatives étaient pertinentes, une étude de l'évolution morphologique interne à *Tristicha trifaria* doit être essentiellement quantitative. En effet les critères qualitatifs isolent très rapidement les sous-espèces *pulchella* et *tlatlayana* et laissent ensemble les autres populations, correspondant à la sous-espèce *trifaria*. L'étude a été faite sur les populations 1 à 53 de CUSSET & CUSSET (1988*a*) qui en indiquent la localisation précise (carte de cet article).

L'analyse purement descriptive par la méthode de l'Analyse en Composantes Principales nous paraît pertinente, mais il faut y ajouter la distance au barycentre dans l'hyper-espace, distance euclidienne calculée à partir de variables toutes centrées-réduites (variables considérées comme de valeur égale). Cette distance, pour les différentes populations, est indiquée dans le Tableau 8 pour l'analyse portant sur toutes les populations de *Tristicha*, figurée par CUSSET & CUSSET (1988*a*, fig. 4 et 5).

La distance géographique envisagée ici est, pour les populations africaines la distance à vol d'oiseau entre leur station et Port-Gentil, au Gabon, et pour les populations américaines, la même distance, prise entre leur station et Maceio (au Brésil). La raison de ce choix apparaîtra plus loin.

On peut porter cette distance au barycentre, qui traduit la déviation par rapport à la population moyenne (au sens statistique) de l'ensemble des *Tristicha trifaria* sur des cartes de localisation des stations (Fig. 8 et 9). On voit immédiatement qu'il est possible de tracer des courbes inter-classes de distances. Il convient cependant de prêter attention à ce que ces distances sont données par l'ordinateur en valeur absolue. En effet la distance euclidienne provient de l'expression

$$\Delta = \left\{ \sum_{k}^{n} [x_{ki} - x_{kj}]^{2} \right\}^{1/2}$$

C'est ainsi que les populations 1 et 25 ont des Δ voisins de 2,78 et de 2,64. Cependant l'examen des figures 4 et 5 de CUSSET & CUSSET (1988*a*) montre qu'elles sont à l'opposé dans le nuage de

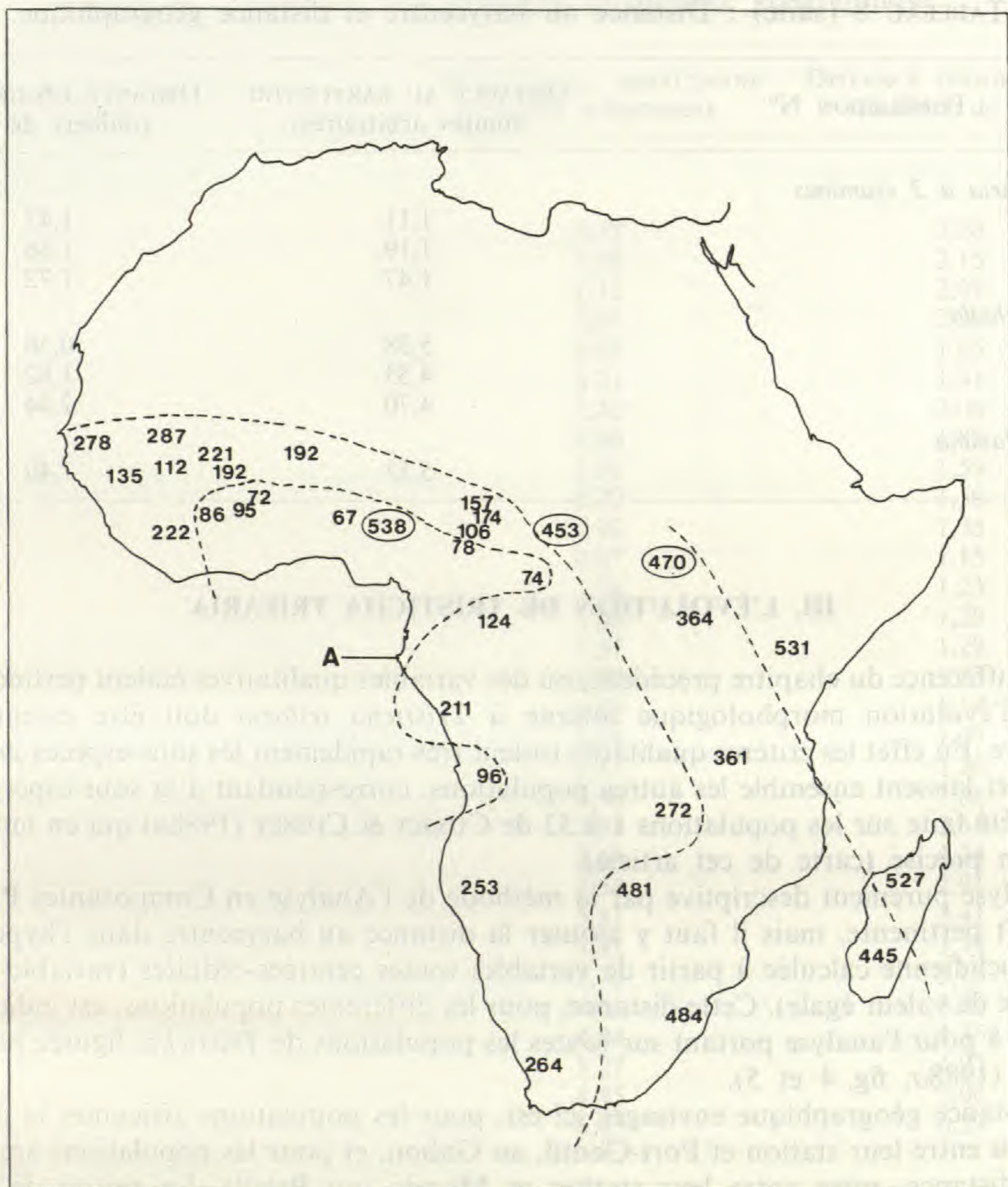


Fig. 8. — Distances au barycentre dans l'hyper-espace des populations africaines de *Tristicha trifaria*, multipliées par 100. Dans les ellipses, subsp. *pulchella*, autrement subsp. *trifaria*. Les tiretés délimitent des isophènes.

points représentatifs par rapport aux axes I et III. Cette comparaison, étendue à l'ensemble des populations de *Tristicha*, entre la distance au barycentre et la position dans l'hyper-espace, prouve que pour l'Afrique comme pour l'Amérique les populations moyennes théoriques représentées par le barycentre correspondent réellement au point de départ de divergences morphologiques selon les différentes directions géographiques. La répartition des populations les moins déviantes de ces points de départ (12, 10, 17, 18, 23 pour l'Afrique et 45, 44 et 49 pour l'Amérique) conduit à penser sans hésitation que les points de départ théoriques seraient aux voisinages des localités A et B des cartes 8 et 9, c'est-à-dire de Port-Gentil et de Maceio.

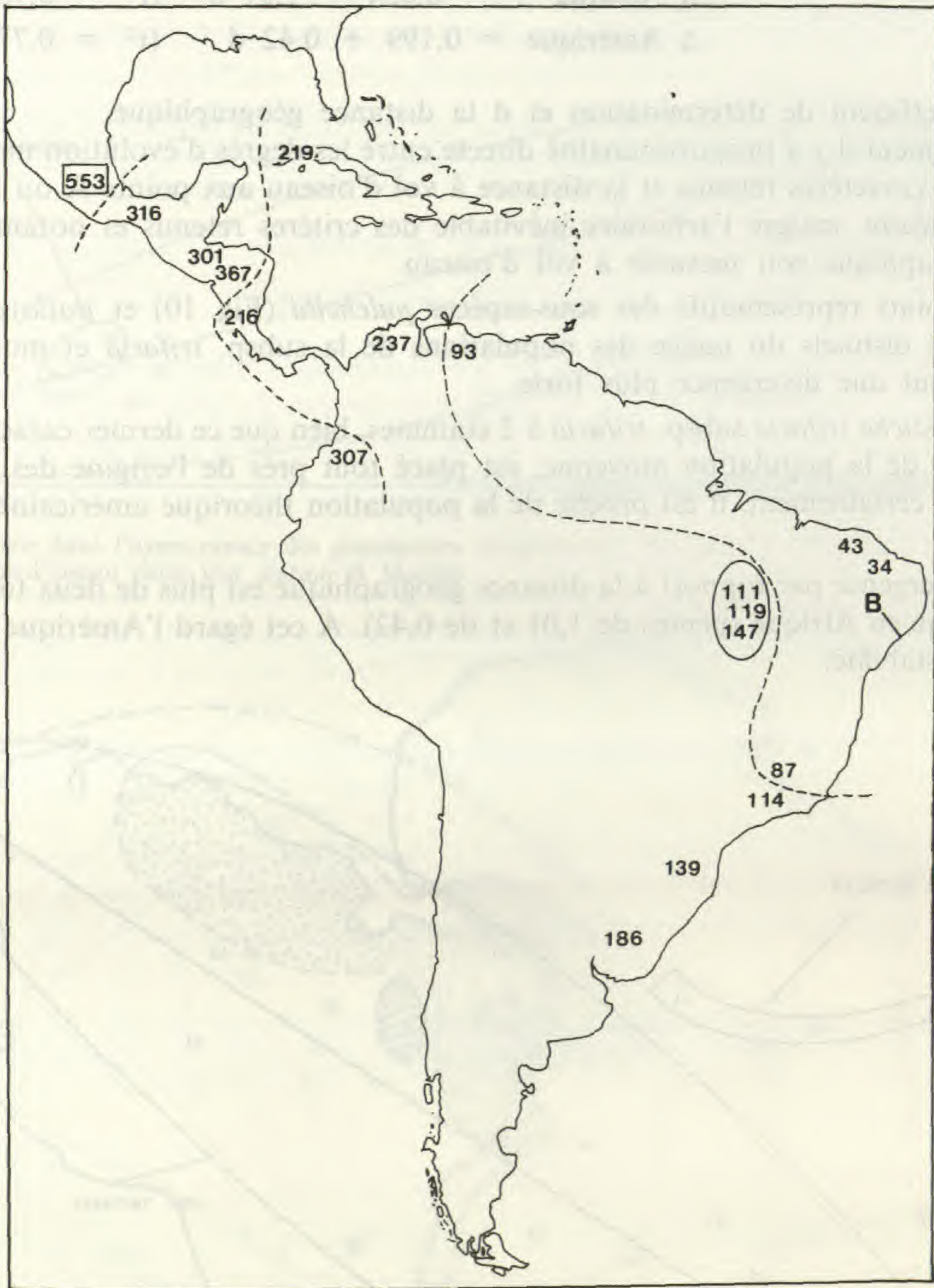


Fig. 9. — Distance au barycentre dans l'hyper-espace des populations américaines de *Tristicha trifaria*. Dans une ellipse, populations à 2 étamines ; dans un rectangle (Mexique) subsp. *tlatlayana* ; autrement, subsp. *trifaria*.

En reportant sur un graphique la distance au barycentre, qui traduit le degré d'évolution morphologique, par rapport à la distance à ces localités A ou B, on obtient les figures 10 et 11. Elles montrent plusieurs faits remarquables :

— Dans les deux cas, les points représentatifs de la sous-espèce *trifaria* sont sensiblement disposés à l'intérieur d'ellipses très allongées. Un lissage par la méthode des moindres carrés (régression linéaire) donne :

$$\Delta \text{ Afrique} = -0{,}034 + 1{,}01 \text{ d} \quad (r^2 = 0{,}762)$$
$$\Delta \text{ Amérique} = 0{,}199 + 0{,}42 \text{ d} \quad (r^2 = 0{,}771)$$

r^2 étant le coefficient de détermination et d la distance géographique.

Non seulement il y a proportionnalité directe entre les degrés d'évolution morphologique estimés sur les caractères retenus et la distance à vol d'oiseau aux points A ou B, mais cette relation est linéaire, malgré l'arbitraire inévitable des critères retenus et notamment que la distance géographique soit mesurée à vol d'oiseau.

— Les points représentatifs des sous-espèces *pulchella* (Fig. 10) et *tlatlayana* (Fig. 11) sont nettement distincts du nuage des populations de la subsp. *trifaria* et montrent même quantitativement une divergence plus forte.

— Le *Tristicha trifaria* subsp. *trifaria* à 2 étamines, bien que ce dernier caractère l'éloigne artificiellement de la population moyenne, est placé tout près de l'origine des coordonnées (Fig. 11). Très certainement, il est proche de la population théorique américaine n'ayant pas divergé.

— La divergence par rapport à la distance géographique est plus de deux fois plus faible en Amérique qu'en Afrique (pentes de 1,01 et de 0,42). A cet égard l'Amérique se comporte avec plus de stabilité.

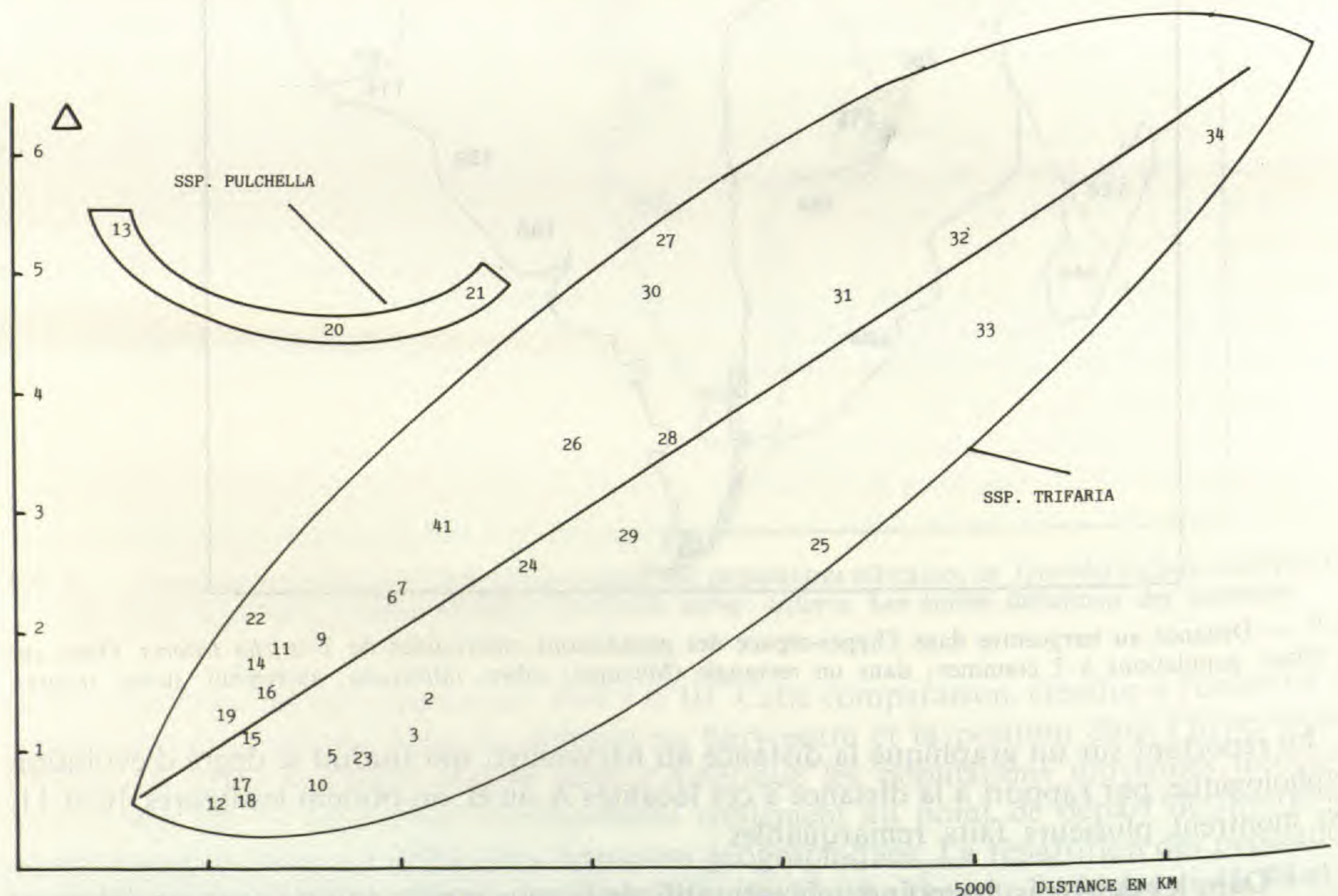


Fig. 10. — Distance dans l'hyper-espace des populations désignées par leur numéro (Tableau 8) par rapport à la distance à vol d'oiseau entre leur station et Port-Gentil.

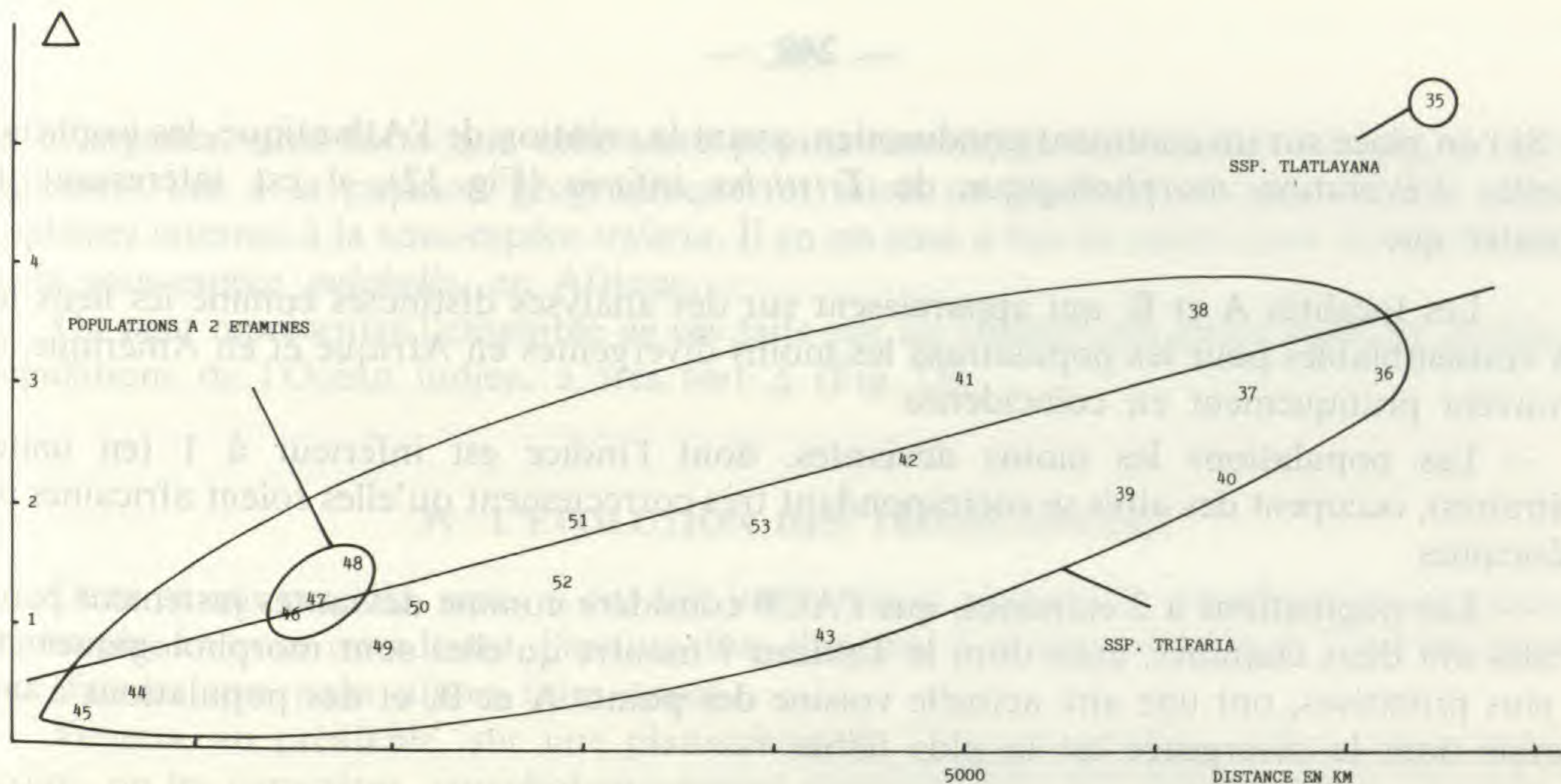


Fig. 11. — Distance dans l'hyper-espace des populations désignées par leur numéro (Tableau 8) par rapport à la distance à vol d'oiseau entre leur station et Maceio.



Fig. 12. — Isophènes actuelles de divergence morphologique des *Tristicha trifaria* subsp. *trifaria* reportées sur un schéma du Ouest-Gondwana. La surface pointillée indique une divergence inférieure à 1 et l'ellipse hachurée l'aire des populations à 2 étamines.

Si l'on place sur un continent gondwanien, avant la création de l'Atlantique, les isophènes actuelles d'évolution morphologique de *Tristicha trifaria* (Fig. 12), il est intéressant de constater que :

— Les localités A et B, qui apparaissent sur des analyses distinctes comme les lieux les plus vraisemblables pour les populations les moins divergentes en Afrique et en Amérique, se retrouvent pratiquement en coïncidence.

— Les populations les moins déviantes, dont l'indice est inférieur à 1 (en unités arbitraires), occupent des aires se correspondant très correctement qu'elles soient africaines ou américaines.

— Les populations à 2 étamines, que l'ACP considère comme déviantes justement parce qu'elles ont deux étamines, mais dont le Tableau 7 montre qu'elles sont morphologiquement les plus primitives, ont une aire actuelle voisine des points A et B, et des populations à une étamine dont la divergence est la plus faible.

Par ailleurs la sous-espèce *tlatlayana*, beaucoup plus évoluée morphologiquement (Tableau 7), est à l'extrême limite Nord (Mexique) des populations américaines de *Tristicha*.

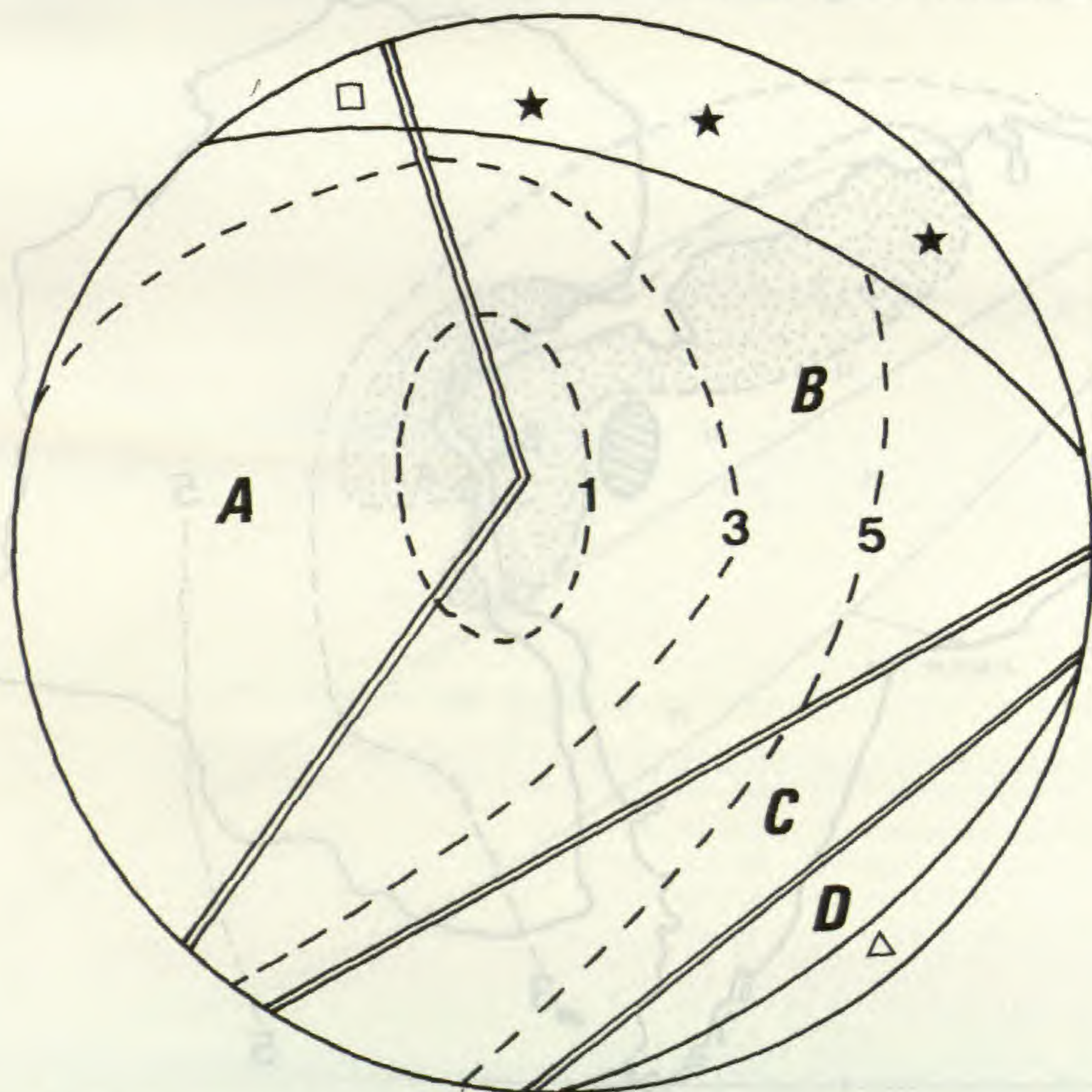


Fig. 13. — Schéma de la divergence morphologique dans le genre *Tristicha*. Les tiretés indiquent les isophènes de divergence ; les étoiles la subsp. *pulchella* ; le carré la subsp. *tlatlayana* ; le triangle *Tristicha australis*. A = Amérique du Sud, B = Afrique, C = Madagascar + Mascareignes, D = Australie.

Sa divergence, plus forte que celle intra-populations de la sous-espèce *trifaria*, se montre également liée à la position géographique, et selon un gradient en plein accord avec les isophènes internes à la sous-espèce *trifaria*. Il en est tout à fait de même pour les représentants de la sous-espèce *pulchella*, en Afrique.

On peut représenter l'ensemble de ces faits par un schéma qui prend aussi en compte les populations de l'Océan indien, à très fort Δ (Fig. 15).

IV. L'ÉVOLUTION DES TRISTICHACÉES

Dans ce qui précède, nous avons fait intervenir la répartition actuelle et la morphologie des taxons, en nous interdisant d'inclure dans l'analyse le temps géologique. C'est maintenant à ce facteur que nous allons faire appel.

Voyons, au préalable, sur une planisphère de l'époque actuelle, où se rencontrent les taxons, ou les caractères, morphologiquement primitifs (Fig. 14). Pour le genre *Tristicha*, les populations les moins évoluées sont observées dans la pointe Est du Brésil pour le *Tristicha trifaria* subsp. *trifaria* à 1 étamine et dans la Province de Goias pour celles à 2 étamines. *Tristicha australis*, de la Terre d'Arnhem, doit aussi être considéré comme primitif, globalement et parce qu'il présente 2 et même exceptionnellement 3 étamines. Il faut noter que les 2 étamines des populations australiennes et brésiliennes ne sont pas les mêmes par rapport au plan floral (Cusset & Cusset, 1988*b*). *Indotristicha ramosissima* est endémique du Sud des Ghats occidentaux et *Malaccotristicha* du Sud de la Péninsule malaise.

Les caractères les plus primitifs sont certainement l'existence de ramuli, en position stipulaire ou bractéolaire. Ce type stipulaire se rencontre dans de nombreuses populations de *Tristicha trifaria* subsp. *trifaria* des Mascareignes et de Madagascar, et dans de rares populations du Sud-Est de l'Afrique. Ce type bractéolaire caractérise *Indotristicha ramosissima* qui est globalement peu évolué.

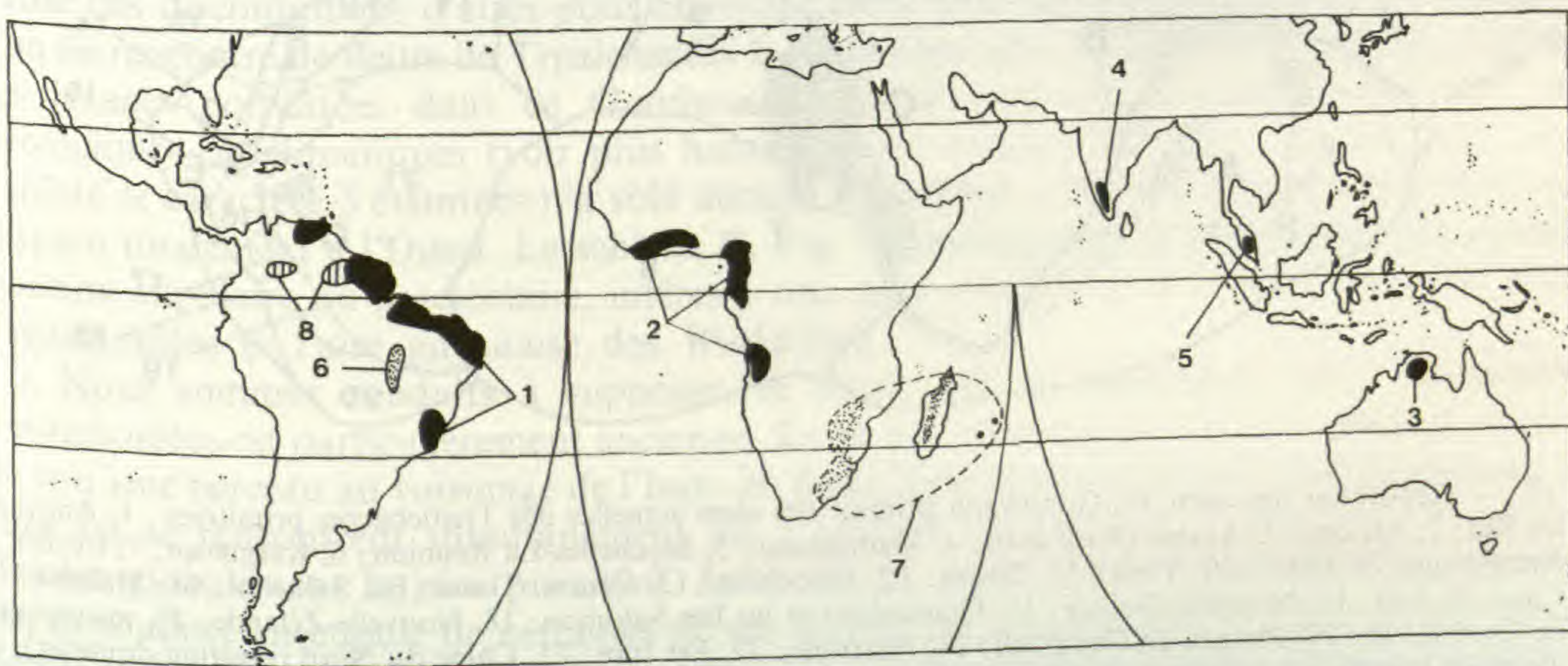


Fig. 14. — Aires actuelles des Tristichacées primitives : **1** et **2**, *Tristicha trifaria* subsp. *trifaria*, globalement primitives ; **3**, *Tristicha australis* ; **4**, *Indotristicha ramosissima* ; **5**, *Malaccotristicha malayana* ; **6**, *Tristicha trifaria* à 2 étamines ; **7**, *Tristicha trifaria* à stipules ramuliformes ; **8**, *Weddellina squamulosa*.

La Figure 14 montre une très forte disjonction entre les aires actuelles des populations primitives de Tristichacées, entre continents et même à l'intérieur d'un continent. On remarquera que cette répartition en Amérique du Sud correspond étroitement à ce que CROIZAT (1962) dans sa figure « Rudiments of South American biogeography » considère comme le « old socle », c'est-à-dire les régions à flore primitive.

La Figure 15 est celle du Gondwana avant sa dislocation telle qu'il semble qu'on puisse l'établir maintenant (RIDD, 1971 ; SMITH & BRIDEN, 1977 ; HECKEL & WITZKE, 1979 ; XINGXUE & ZHAOQI, 1982 ; AUDLEY-CHARLES, 1983 ; SCOTESE, 1986 ; DONOVAN, 1987 ; POWELL & VEEVERS, 1987 ; ZHAO & COE, 1987) sur laquelle nous avons reporté quelques caractères des Tristichacées, selon leur aire actuelle :

— A est l'aire des *Tristicha trifaria* à 2 étamines, D celle du *Tristicha australis* à 2 ou 3 étamines.

— B correspond aux *T. trifaria* globalement primitifs. On remarque que les aires américaines et africaines sont en coïncidence.

— C est la région où les stipules de *T. trifaria* sont encore à l'état de ramuli (plaques 2, 4 et 5) et où les bractéoles d'*Indotristicha ramosissima* sont ramuliformes (plaque 9). Cet état « ramulus » est sans aucun doute très primitif.

— E figure la présence de *Malaccotristicha*, assez primitif sur certains points (Tableau 7), et F l'aire de *Weddellina*, muni de ramuli, et aussi de branchies, trait original.

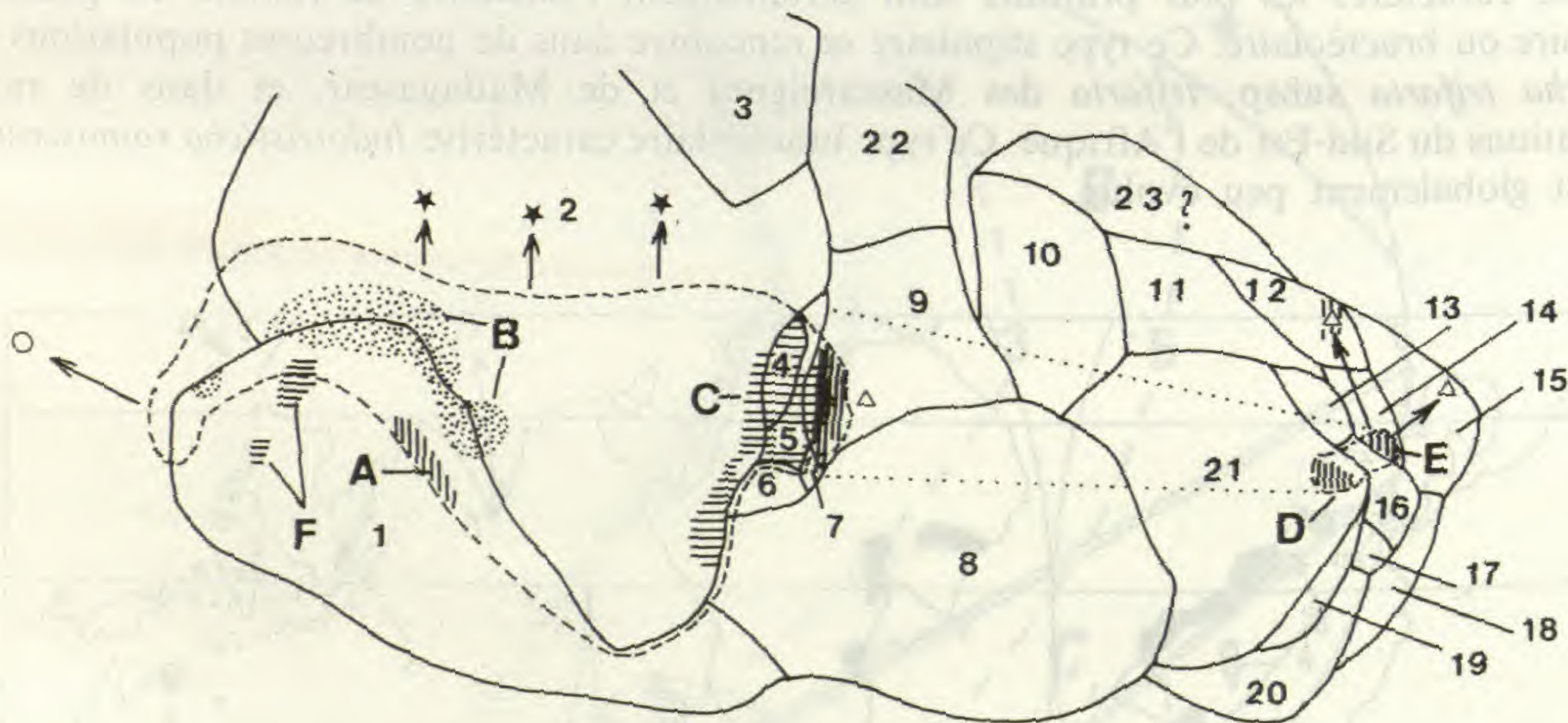


Fig. 15. — Report sur une carte du Gondwana primitif des aires actuelles des Tristichacées primitives : 1, Amérique du Sud ; 2, Afrique ; 3, Arabie-Ouest Iran ; 4, Madagascar ; 5, Seychelles-La Réunion ; 6, Kerguélen ; 7, Ceylan ; 8, Antarctique ; 9, Indes ; 10, Tibet ; 11, Tarim ; 12, Indochine ; 13, Ceram, Timor, Est Sulawesi ; 14, Malaisie ; 15, Chine du Sud ; 16, Nouvelle-Guinée ; 17, Queensland et les Iles Salomon ; 18, Nouvelle-Zélande ; 19, microplaque de Lord Howe ; 20, Plateau de Campbell ; 21, Australie ; 22, Est Iran ; 23, Chine du Nord (position douteuse) ; **A**, *Tristicha trifaria* à 2 étamines ; **B**, *T. trifaria* subsp. *trifaria* globalement primitif ; **C**, *Tristicha* et *Indotristicha* à ramuli ; **D**, *Tristicha australis* ; **E**, *Malaccotristicha malayana* ; **F**, *Weddellina squamulosa*. Les traits horizontaux indiquent la zone où persistent les ramuli, les traits verticaux la zone où les Tristichacées ont 3 étamines, le cercle, *Tristicha trifaria* subsp. *tlatlayana*, les étoiles, *T. trifaria* subsp. *pulchella*, les triangles, les *Dalzellia*.

La représentation de ces aires actuelles sur un Gondwana primitif met en évidence des jonctions (B et C) entre aires actuellement disjointes, mais laisse d'importantes discontinuités. L'absence contemporaine de Tristichacées primitives des plaques 6, 8, 10 et 11 s'explique facilement par leur climat actuel beaucoup trop froid, et ne signifie aucunement qu'elles n'y ont jamais existé. On sait que leur structure pratiquement pas lignifiée et leur morphologie évoquant de près algues ou bryophytes ne sont sûrement pas favorables à leur préservation et à leur reconnaissance à l'état fossile. Dans la plaque 21 (Australie), *T. australis* apparaît en position relictuelle dans la seule zone qui ait échappé depuis 20.000 ans à une grande aridité (BARLOW, 1981), à l'exception de la Nouvelle-Guinée.

Cette dernière n'est pas parfaitement connue du point de vue floristique et son socle gondwanien a été recouvert en grande partie par des calcaires, des grès crétacés et affecté par un volcanisme de la série shoshonitique, avec des laves basiques. Toutes ces roches sont défavorables à l'installation et au maintien des Tristichacées (voir plus haut). Il semble que l'on puisse raisonnablement admettre une disparition secondaire de populations de Tristichacées reliant dans un état antérieur les aires A et E de la Fig. 15, de même que les causes actuelles entraînent d'importantes lacunes entre B et C, et à l'Ouest de A.

Même dans cette hypothèse vraisemblable d'une continuité initiale des Tristichacées primitives entre A et E, il subsiste un problème majeur : les 2 critères retenus, nombre d'étamines et présence de ramuli, tous deux de signification certaine, correspondent à des aires très nettement disjointes :

— Il existe 3 étamines dans les genres *Indotristicha, Malaccotristicha* et *Dalzellia*, ce dernier avec une espèce très évoluée pour d'autres caractères, et, rarement, dans *Tristicha australis*.

— Les ramuli persistent dans *Indotristicha ramosissima*, dans des *Tristicha* de l'aire C (Fig. 15) et dans *Weddellina* (aire F).

Autrement dit, non seulement il y a discordance géographique entre ces critères, mais il existe des discontinuités d'aires pour chacun d'entre eux. Le schéma A, Fig. 16, indique que l'on ne rencontre de fleurs de Tristichacées à 3 étamines qu'à l'Est de la Dorsale de Carlsberg, les lacunes constatées dans ce Gondwana oriental pouvant s'expliquer par des causes géologiques ou climatiques (voir plus haut). On est conduit à penser que du point de vue évolutif le caractère 3 étamines n'a subi aucune régression à l'Est de cette dorsale alors qu'il a disparu totalement à l'Ouest. Le schéma B, Fig. 16, montre que la persistance des ramuli, en position stipulaire ou bractéolaire, intéresse une zone centrée sur la région malgache pour les Tristichoidées et l'aire guyanaise des *Weddellina*.

Nous sommes conduits à supposer, là aussi, que la séparation entre *Weddellina* et Tristichoidées est particulièrement ancienne. En ce qui concerne les Tristichoidées il est tentant de voir leur berceau au voisinage de l'Inde du Sud-Ouest (avant la fission du Gondwana), seule zone où se rencontrent simultanément les 2 critères essentiels de primitivité, et possédant l'espèce globalement la plus primitive, *Indotristicha ramosissima*. Cette dernière, cependant, par la soudure en cupule de certaines de ses feuilles en un ensemble protecteur du bourgeon floral, et le caractère écailleux de ses stipules, ne peut être acceptée comme l'ancêtre des Tristichoidées, un « *Prototristicha* ».

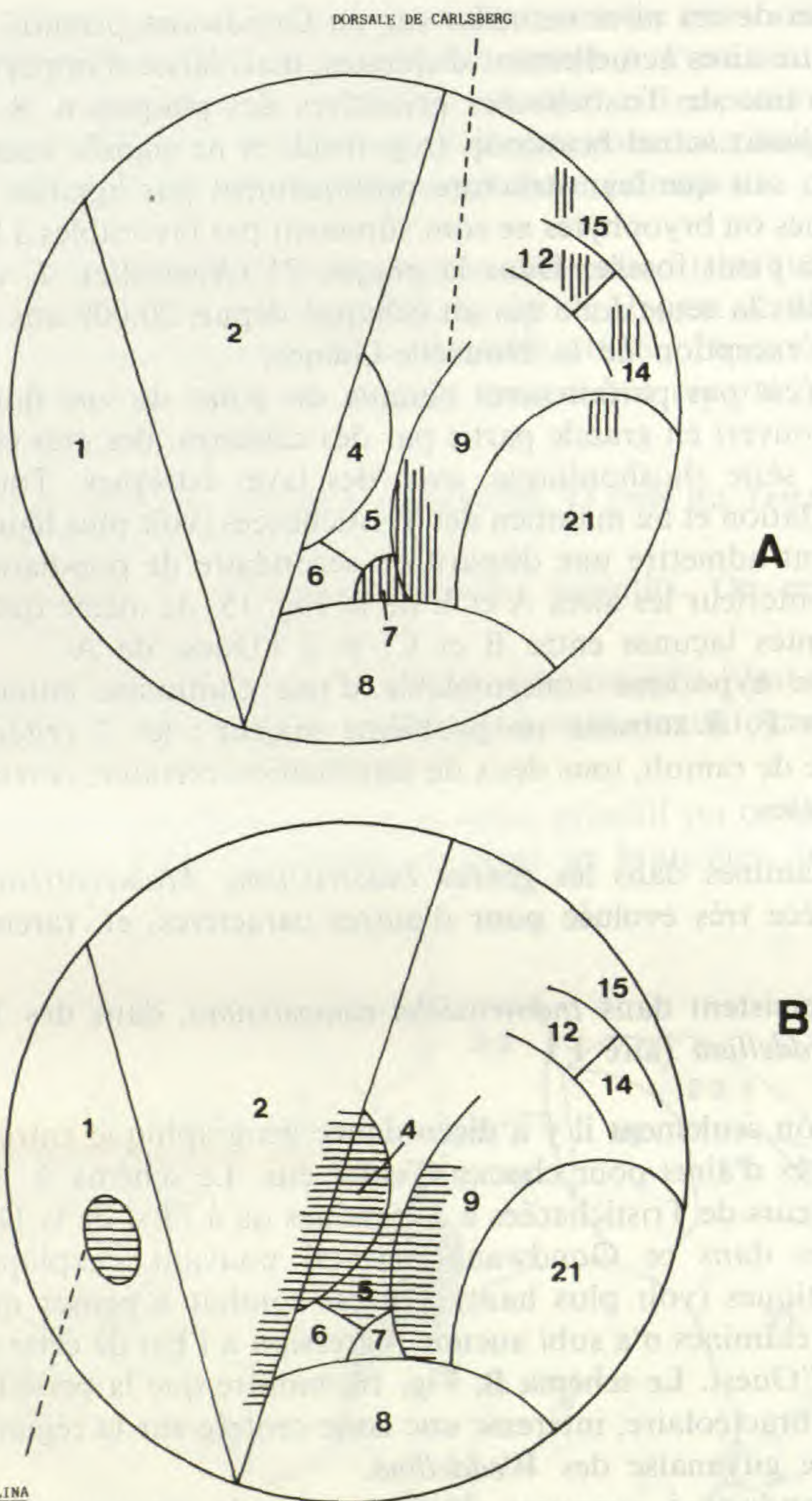


Fig. 16. — Schéma du Gondwana initial avec répartition actuelle des populations munies de ramuli (A) ou à 3 étamines (B). Les numéros suivent la nomenclature de la figure 15.

Il nous est maintenant possible d'orienter le Tableau 7, en plaçant à sa base un *Prototristicha* hypothétique, et en ajoutant deux intermédiaires : X1 au point de divergence entre *Tristicha australis* et *Tristicha trifaria* et X2 indiquant dans les *Tristicha trifaria* le point de dichotomie entre les populations à stipules ramuliformes et celles à stipules en écailles. Ces intermédiaires auraient la morphologie suivante :

X1 : 3 étamines, stipules ramuliformes,

X2 : 1 étamine, stipules ramuliformes,

et le *Prototristicha* : 3 étamines, stipules et bractéoles ramuliformes.

Deux questions se posent :

— Quelle aurait été l'aire du *Prototristicha* hypothétique? Une solution simple serait de lui attribuer une localisation étendue Madagascar-Mascareignes-Inde-Australie, qui serait en accord avec la distribution actuelle reportée sur le Gondwana primitif (Fig. 15), et la lacune médiane des plaques 8, 10, 11 et 21 aurait une explication évidente (voir plus haut). Cependant les traits différents de *Weddellina* qui a conservé des caractères primitifs obligent à repenser cette hypothèse. On ne peut que postuler un ancêtre commun à *Weddellina* et au *Prototristicha*. Il apparaît une disjonction géographique actuelle considérable entre ces deux éléments. Trois hypothèses concurrentes peuvent être avancées :

1. L'ancêtre commun aurait existé quelque part dans l'Ouest-Gondwana et c'est sur les marges de son aire que se seraient différenciés les *Weddellina* et *Prototristicha*. Il aurait ensuite disparu.

2. Cet ancêtre aurait occupé tout l'Ouest-Gondwana et c'est à l'intérieur de son aire que seraient apparus deux taxons divergents.

3. Il y aurait eu deux créations différentes à partir d'un stock ancestral de plantes terrestres et la famille des Tristichacées serait hétérogène en ce qu'elle regrouperait artificiellement deux phylums. Dans ce cas le statut des Tristichacées serait analogue à celui des Nymphéales qui « represent branches from a common stock that originated very early in the history of the Angiosperms... there was a subsequent early dichotomy into a line leading to the modern *Nelumbonaceae* and a line leading eventually to the others 4 families. The modern members of the order thus represent a series of isolated end-lines » (Cronquist, 1981). On ne manquera pas de remarquer que les Nymphéales sont très généralement considérées comme provenant de plantes terrestres s'étant adaptées à la vie des eaux calmes, alors que les *Podostemopsida* sont originaires de plantes terrestres ayant colonisé les eaux très rapides (Cusset & Cusset, 1988*b*). Comme les Nymphéales, les *Podostemopsida* ont des plantules inhabituelles (arhyzie primaire...), comme les Nymphéales, les *Podostemopsida* ont des feuilles de type très particulier. Nous aurons l'occasion de revenir sur ce parallèle.

— La seconde question a trait à l'évolution du *Tristicha trifaria*. Il y a contradiction apparente entre le fait que les populations globalement les plus primitives (B, Fig. 15) et celles à 2 étamines (A) soient actuellement en Afrique et en Amérique et que les populations ayant conservé des stipules ramuliformes, mais n'ayant qu'une étamine, appartiennent à l'aire C, disjointe. La seule solution cohérente est d'admettre que l'intermédiaire X2 aurait eu une aire s'étendant de A à C (Fig. 15) alors que l'intermédiaire X1 aurait occupé un territoire allant de C à D, ou même de A à D. Aux deux extrémités de l'aire de X2 se seraient différenciés dans des directions divergentes les *Tristicha* à 2 étamines du Brésil (évolution portant sur l'appareil végétatif) et ceux à stipules en ramuli de la région malgache *sensu lato* (évolution portant surtout sur la fleur).

On remarquera, qu'au moins implicitement, nous avons plusieurs fois supposé une disparition en Afrique de plantes qui y existaient antérieurement. Un tel phénomène semble

maintenant bien avéré pour de nombreux groupes angiospermiens (RAVEN & AXELROD, 1974) et ne pose pas de problèmes particuliers.

D'où proviennent alors les populations africaines de *Tristicha trifaria*? La position des moins évoluées d'entre elles (Fig. 15, B) suggère fortement une reconquête de l'Afrique à partir du Brésil. Les zones concentriques d'évolution morphologique ne peuvent guère être interprétées autrement. Nous pensons de même que les populations de l'Amérique centrale, du Mexique et de Cuba proviennent d'une extension secondaire vers le Nord des *Tristicha* sud-américains, quand l'isthme de l'Amérique centrale a été formé, et par la Chaîne fossile de Caïman ou des transports à grande distance pour Cuba. Quant aux *Tristicha trifaria* à stipules ramuliformes que l'on rencontre dans le Sud-Est de l'Afrique, il est vraisemblable que ces populations proviennent de diaspores originaires de la région malgache, secondaires, encore qu'on pourrait envisager qu'elles ont gardé localement leurs caractères d'avant la création du Canal de Mozambique, avec une aire initialement continue.

V. CONCLUSION

Ce qui précède nous amène à penser que l'évolution des Tristichacées a été assez complexe. A titre hypothétique, nous pensons pouvoir proposer la séquence suivante d'événements (Fig. 17, A à F) :

a) Existence d'un groupe gondwanien de plantes terrestres, ancêtres communs des Tristichacées (et probablement des Podostémacées), éventuellement voisin de celui qui a donné naissance aux Nymphéales ; ces plantes auraient pu avoir comme aire, soit une vaste partie du Gondwana (avec différenciation ultérieure sympatrique ?), soit être aux confins entre les actuelles Amérique du Sud et Afrique, ainsi que le supposent RETALLACK & DILCHER (1981) pour les Angiospermes en général.

b) Différenciation de 2 lignées bien différentes sur certains points, les Weddellinoidées sur le bouclier guyanais, et les Tristichoidées dans la région malgache *sensu latissimo*.

c) Extension du genre hypothétique *Prototristicha* dans une large partie du Gondwana alors que le prototype des Weddellinoidées ne s'éloignait apparemment pas du Massif des Guyanes. Ces dernières sont actuellement représentées par le seul *Weddellina squamulosa*, mais il n'est pas impossible, d'un point de vue morphologique, de considérer qu'elles pourraient aussi comprendre, du point de vue phylogénique, des genres taxinomiquement rangés dans les Podostémacées. Seule une étude particulière poussée des Podostémacées d'Amérique du Sud pourra permettre de répondre à cette question.

Au sein de *Prototristicha* séparation en 2 groupes. A l'Est, persistance de *Prototristicha* sous une forme non modifiée quant à ses caractères principaux, mais à l'Ouest, en Amérique (+ Afrique ?) perte des ramuli et passage de 3 à 2 ou 1 étamine. Nous appellerons *Prototristicha B* cet intermédiaire indispensable. La séparation en deux de *Prototristicha* est évidemment à mettre en relation avec la création de l'Océan Indien, bien antérieure à celle de l'Atlantique.

d) Après le début de fragmentation du Gondwana initial, sur des plaques séparées (allopatrie), ou avant (en sympatrie?), plusieurs évolutions divergent à partir de *Prototristicha*, de façon probablement non simultanée, mais non datable, même relativement :

1. Dans l'extrémité orientale du Gondwana, passage des bractéoles ramuliformes aux bractéoles écailleuses, perte des stipules et conservation jusqu'à nos jours de 3 étamines, leur réduction à 2 n'étant pas achevée (*Tristicha australis*).

2. Sur la plaque indienne, conservation des bractéoles ramuliformes et de 3 étamines, mais passage des stipules à l'état écailleux (*Indotristicha ramosissima*).

3. Dans les micro-plaques Seychelles-La Réunion et Madagascar, et peut-être dans la partie voisine de la plaque africaine (si cette évolution est antérieure à la formation du Canal du Mozambique, à la fin du Crétacé), passage des bractéoles à l'état écailleux et de 3 à 1 étamine.

4. Le genre *Malaccotristicha* ne peut provenir directement de *Tristicha* de type *australis* qui n'ont plus de stipules, ni des *Indotristicha* actuels dont certaines feuilles sont jointes en cupules protectrices. On ne peut que le faire provenir plus ou moins directement de *Prototristicha*, en une évolution propre à la petite plaque de Malaisie.

e) Disparition de nombreuses populations de Tristichoidées, et peut-être de taxons dont nous ne savons actuellement rien, à la suite du refroidissement marqué du climat de certaines plaques qui migrent vers le Nord ou vers le Sud, comme par exemple la micro-plaque des Kerguelen.

f) Disparition, peut-être plus tardive que dans le cas précédent (et en plusieurs étapes chronologiques?) de populations africaines, de la quasi-totalité des populations australiennes et de populations sud-américaines à cause de phases arides ou de transgressions marines épicontinentales, phénomènes internes à chaque plaque, et éventuellement de périodes froides.

g) A partir des ensembles disjoints ainsi créés, évolution en de nouveaux taxons :

1. Dans le Deccan, évolution au sein d'*Indotristicha* par perte des bractéoles ramuliformes (*I. tirunelveliana*).

2. Apparition des taxons regroupés dans le genre *Dalzellia*. On peut bien concevoir comment *D. sessilis* en Chine, et l'ensemble *D. carinata* + *D. diversifolia* en Indochine proviennent plus ou moins directement de *Prototristicha*.

3. Par contre la formation de *Dalziella ceylanica* (Sri Lanka et Deccan actuels) est plus énigmatique. Sa fleur est indubitablement celle d'un *Dalzellia* mais son appareil végétatif est extrêmement particulier et n'a aucun analogue dans les Angiospermes. Deux hypothèses peuvent être faites :

— il provient d'un « *Protodalzellia* », comme les autres *Dalzellia*, peut-être à la suite d'une spéciation quantique (Grant, 1963) affectant le stade jeune plantule (Cusset & Cusset, 1988*b*). Dans ce cas il conviendrait d'expliquer son absence actuelle dans les territoires entre Deccan et Indochine, ce que justifient en partie les causes actuelles, et la possibilité, à ne pas exclure, de son apparition au Sri Lanka;

— il provient directement de *Prototristicha*, et le genre taxinomique *Dalzellia* réunirait en fait deux phylums différents.

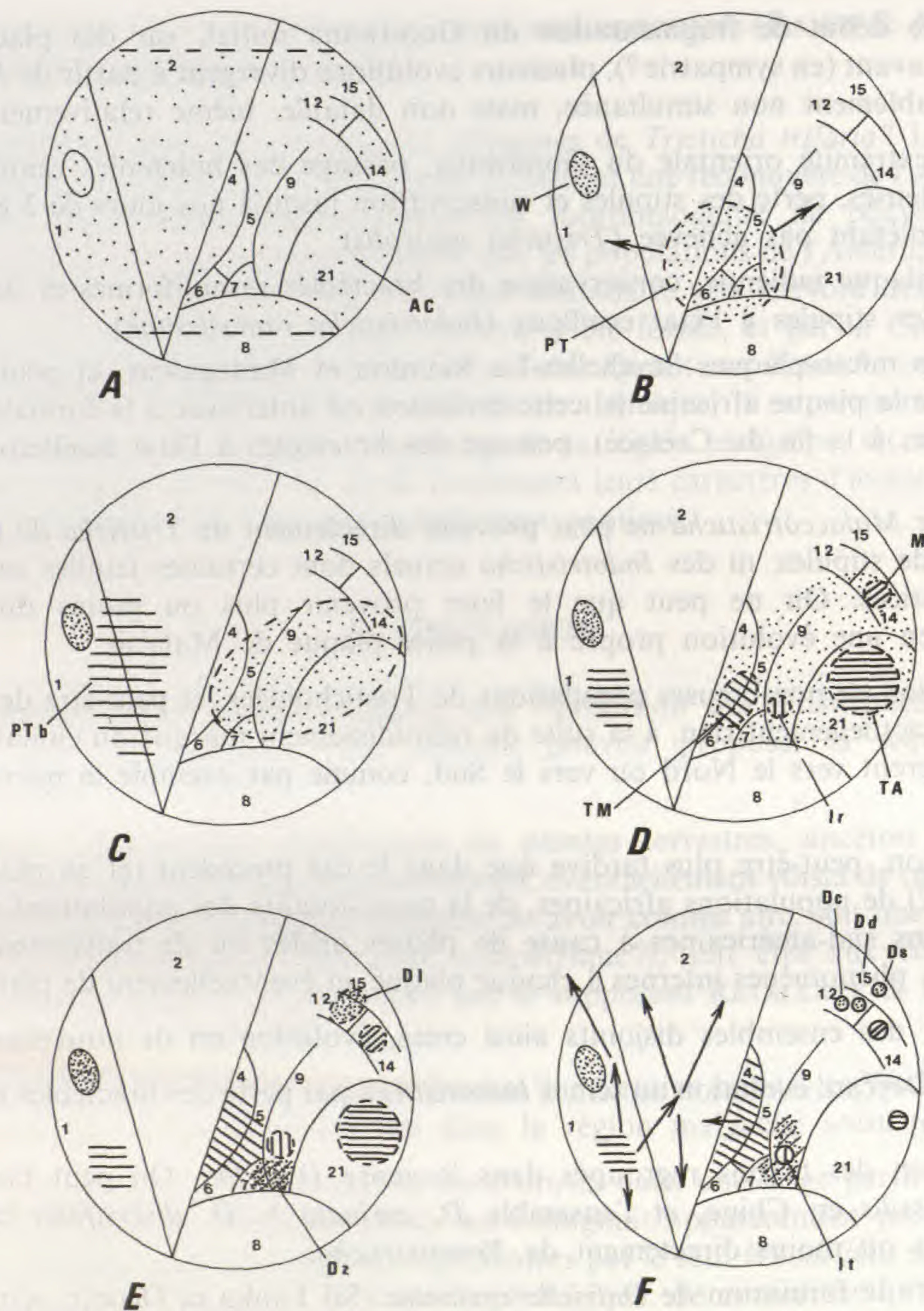


Fig. 17. — Evolution possible des Tristichacées reportée sur un Gondwana très schématisé. Les schémas A à F désignent des stades chronologiques successifs. AC = ancêtre commun; Dc, *Dalzellia carinata*; Dd, *Dalzellia diversifolia*; DI, *Dalzellia* indochinois; Ds, *Dalzellia sessilis*; Dz, *Dalzellia ceylanica*; Ir, *Indotristicha ramosissima*; It, *Indotristicha tirunelveliana*; M, *Malaccotristicha malayana*; PT, *Prototristicha*; PTb, *Prototristicha B*; TM, *Tristicha trifaria* à stipules ramuliformes; W, *Weddellina squamulosa*. Explication dans le texte.

Nous ne nous sentons pas autorisés à choisir entre ces deux hypothèses.

h) Recolonisation à partir du « réservoir de Goias » par des *Tristicha trifaria* à 2 étamines, provenant de *Prototristicha B* ou même étant le *Prototristicha B* sous sa forme actuelle, en directions Est (côtes brésiliennes et Afrique), Sud (vers l'Argentine) et Nord (vers le Vénézuéla).

i) Après l'établissement de l'Isthme d'Amérique centrale, au moins sous forme d'îles, conquête vers le Nord, jusqu'au Mexique, et en direction des Antilles par la Chaîne fossile de Caïman ou des transports à grande distance (oiseaux migrateurs), extension de *Tristicha trifaria* subsp. *trifaria*.

j) Relativement tardivement, et peut-être à une époque historique :

1. Différenciation de la sous-espèce *tlatlayana* en position marginale nord, au Mexique.
2. Apparition de la sous-espèce *pulchella* dans la zone sub-sahélienne.
3. Séparation en Indochine des taxons voisins *Dalzellia carinata* et *D. diversifolia*.
4. Eventuellement, transport de certains *Tristicha trifaria* subsp. *trifaria* à stipules ramuliformes, de Madagascar vers le Sud-Est africain.

Est-il possible de dater ces événements? Le repère le plus fiable dont nous disposions est celui de la phase h, la phase g pouvant en être contemporaine, lui succéder ou la précéder. Cela revient à se demander comment s'est effectué le repeuplement de l'Afrique par *Tristicha trifaria* subsp. *trifaria* à stipules écailleuses. Les hypothèses possibles sont les suivantes :

α) Transport à grande distance entre continents bien séparés

α^1) s'étant produit plusieurs fois

α^2) en 2 fois, l'une en direction du Gabon actuel et l'autre en direction de l'Afrique de l'Ouest

α^3) en une seule fois, en direction du Gabon, avec une extension secondaire vers l'Afrique de l'Ouest.

β) Reconquête alors que l'Amérique du Sud et l'Afrique n'étaient pas encore séparées, ou restaient proches l'une de l'autre sans que cette hypothèse implique l'idée d'un pont tel que celui postulé par WENT (1928) : « die Verbreitung der Podostemonaceen von Amerika aus über Afrika nach Asien stattgefunden hatt, früher eine Landverbindung zwischen diesen Weltteilen besfanden haben muss ».

La structure quantitative en auréoles concentriques (Fig. 13) nous paraît exclure les possibilités α^1 et α^2. Dans l'hypothèse α^3, il est difficilement compréhensible que les populations de la zone Gabon-Cameroun aient réussi à envoyer des « filles » vers le Bénin ou le Mali, sans pouvoir le faire pour le Plateau de Jos, plus proche et écologiquement favorable (Fig. 7). Nous retiendrons l'hypothèse β d'autant plus que la répartition des populations, relativement et quantitativement, primitives de cette sous-espèce ne s'y oppose nullement (Fig. 12). Dans ce choix nous sommes en accord avec SCHNELL, pourtant en général ferme partisan de transports par les oiseaux aquatiques : « la Biogéographie de la famille avec une aire très vaste (où les transports à grande distance ne semblent pas avoir pu intervenir)... semble bien constituer un argument de valeur en faveur de l'ancienneté de cette famille — dont la mise en place se serait faite lors de l'extension des flores angiospermiennes au Crétacé, si ce n'est plus tôt encore » (SCHNELL, 1969).

Dans l'hypothèse retenue, la lacune du Plateau de Jos peut très simplement s'expliquer par l'existence du « Golfe de la Bénoué » qui a persisté jusqu'à l'Oligocène, séparant les boucliers africain et du Niger, en ne laissant émergé que le Hoggar. Quant à l'ouverture de l'Atlantique, il est daté, selon les auteurs, du début ou du milieu du Crétacé. Cette hypothèse implique que la reconquête de l'Afrique par *Tristicha trifaria* subsp. *trifaria* à une étamine est ante-oligocène, peut-être Crétacé supérieur.

Les phases b, c, d, e, f (et g ?) se seraient alors déroulées entre l'Aptien au plus tard et le Danien, c'est-à-dire sur quelques 45 millions d'années, ce qui paraît amplement suffisant. Cette chronologie est en accord avec les données paléobotaniques pour les Angiospermes en général (FRIIS & CREPET, 1987).

L'analyse précédente montre trois faits importants :

— La diversification initiale des Tristichacées, et à plus forte raison leur origine, remonte très probablement aux premiers temps des Angiospermes. Sur ce point, l'analyse de leur distribution dans l'espace et le temps est en accord avec les indications morphologiques (CUSSET & CUSSET, 1988*b*).

— On observe à l'heure actuelle des « patterns » dont tout laisse penser qu'ils ont une haute antiquité. Cette véritable stase dans l'évolution de populations est certainement due à leur isolement reproductif pour des raisons écologiques (floraisons non concomitantes, discontinuités obligatoires entre les stations), à leur milieu très stable et à leur grand pouvoir de reproduction végétative, chaque fragment d'un bras protocormial desséché donnant naissance à de nouveaux individus dès que l'eau revient.

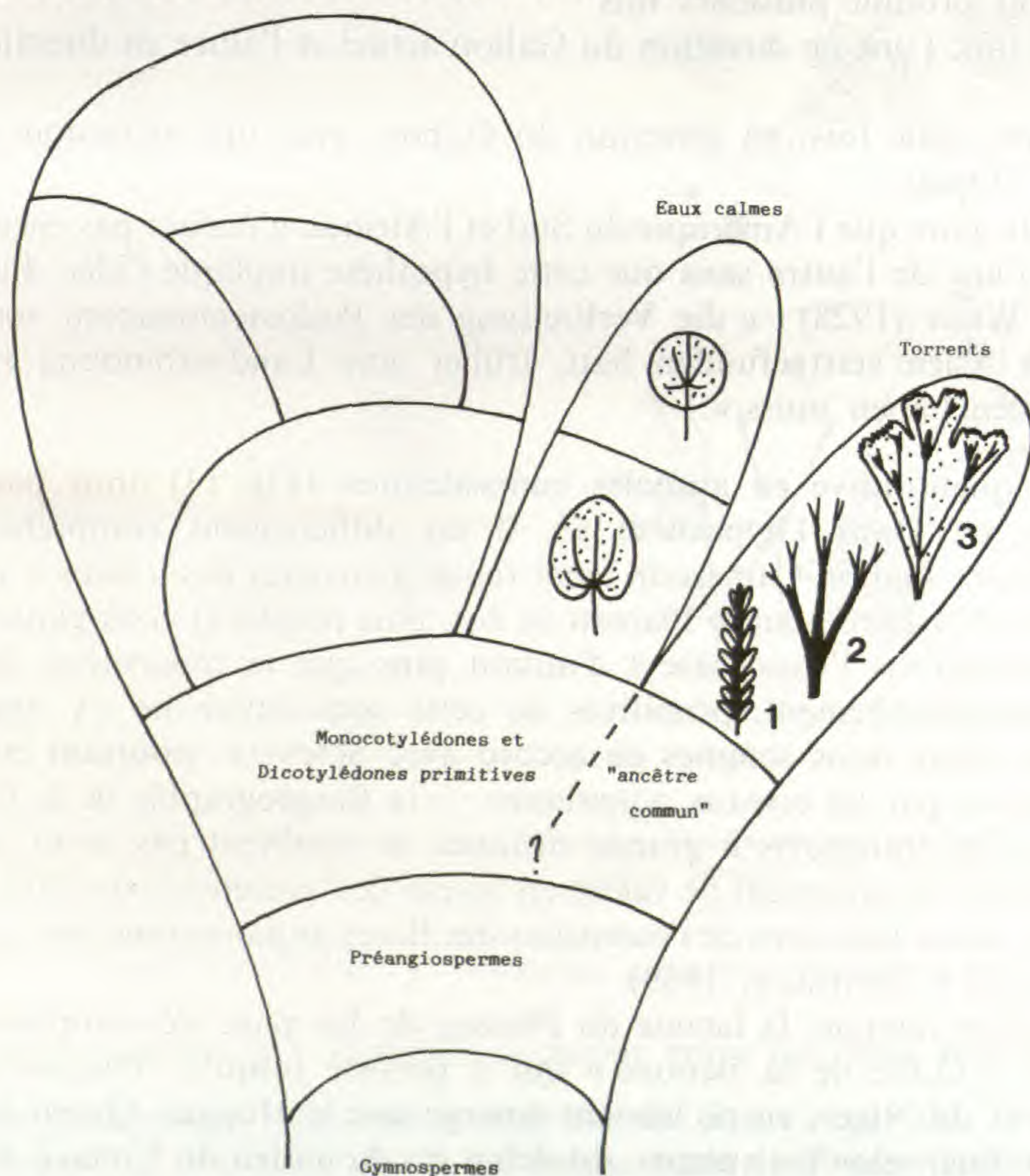


Fig. 18. — Emplacement des *Podostemopsida* dans le Modèle de DOYLE & HICKEY (1976) : 1, ramulus ; 2, feuille pseudo-dichotome en lanières du type *Ledermanniella* ; 3, feuille à épines axillaires de nervures du type *Mourera*.

— Les possibilités d'évolution n'ont cependant pas totalement cessé. En font foi les sous-espèces *pulchella* et *tlatlayana* et la dichotomie, en deux espèces voisines, des *Dalzellia* d'Indochine. Cette évolution actuelle est péripatrique (MAYR, 1982), mais on rencontre aussi en position marginale de l'aire générale des Tristichacées des espèces ou des populations indubitablement paléo-endémiques (*Tristicha australis, Tristicha trifaria* subsp. *trifaria* à 2 étamines).

Si l'on se réfère au Modèle de DOYLE & HICKEY (1976), sur l' « ecological-adaptative evolution of the angiosperms », les Tristichacées, et de façon plus générale les *Podostemopsida*, s'insèrent très bien dans le schéma proposé :

— il est vraisemblable que leurs ancêtres terrestres étaient des « riparian weeds » comme le montrent l'existence de stomates, leur fleur typiquement aérienne (WILLIS, 1915) et leur habitat actuel pouvant être aérien (individus marginaux des populations);

— leur type foliaire est au moins aussi particulier que celui des Nymphéales, avec la persistance de ramuli, et dans la famille des Podostémacées, de feuilles à lobes axillaires de nervures non pris dans le plan du limbe, qui existent aussi dans des Nymphéales (CUSSET, 1969). On remarquera que ces particularités, et spécialement l'existence d'espèces n'ayant que des ramuli physionomiquement analogues aux pousses de Mousses et d'Hépatiques rendent particulièrement difficile leur reconnaissance à l'état fossile, même au cas où elles auraient pu se fossiliser. Pour des échantillons actuels, les confusions ne sont pas rares entre Tristichacées et Hépatiques à feuillettes (CUSSET & CUSSET, 1988*a, rejicienda*);

— leur habitat est original pour les Angiospermes et elles n'y ont aucun concurrent véritable, sauf quelques Bryophytes;

— leurs caractères morphologiques, anatomiques et physiologiques en font un groupe parallèle aux Monocotylédones et aux Dicotylédones primitives (CUSSET & CUSSET, 1988*b*).

Nous complétons donc, dans la figure 18, le modèle de DOYLE & HICKEY pour placer les Tristichacées et plus généralement les *Podostemopsida*.

BIBLIOGRAPHIE CITÉE

ARBER, A., 1920. — *Water plants*. Reprint 1963. Cramer, Weinheim, 436 p.

ASTON, H. I., 1973. — *Aquatic plants of Australia*. Melbourne Univ. Press, 368 p.

AUDLEY-CHARLES, M. G., 1983. — Reconstruction of eastern Gondwanaland. *Nature* 306 : 48-50.

BARLOW, B. A., 1981. — The australian flora : its origin and evolution. *In* : *Flora of Australia*, vol. 1 : 25-75.

BASSETT-MAGUIRE, P., 1970. — On the flora of the Guayana Highlands. *Biotropica* 2 : 85-100.

CHADEFAUD, M., 1949. — Le sporophyte des plantes supérieures. *Rev. scient.* 3302 : 89-112.

CHADEFAUD, M., 1968. — La morphologie des végétaux inférieurs : données fondamentales et problèmes. *Soc. Bot. France, Mém.* 115 : 5-41.

CRAWFORD, A. R., 1974. — A greater Gondwanaland. *Science* 184 : 1179-1181.

CROIZAT, L., 1962. — *Space, time, Form : the biological Synthesis*. Croizat, Caracas, 881 p.

CRONQUIST, A., 1968. — *The evolution and classification of flowering plants*. Riverside Stud. Biol., New York, 384 p.

CRONQUIST, A., 1981. — *An integrated system of classification of flowering plants*. Columbia Univ. Press, New York, 1262 p.

CUSSET, G., 1969. — Remarques sur des feuilles de Dicotylédones. *Boissiera* 16 : 1-210.

CUSSET, C. & CUSSET, G., 1988*a*. — Etudes sur les Podostemales. 9. Délimitations taxinomiques dans les Tristichaceae. *Bull. Mus. Natn. Hist. Nat., Paris*, 4ᵉ sér., sect. B, *Adansonia*, 10 : 149-177.

CUSSET, G. & CUSSET, C., 1988*b*. — Etudes sur les Podostemales. 10. Structures florales et végétatives des Tristichaceae. *Ibid.* : 179-218.

DECANDOLLE, Alph., 1840. — *Géographie botanique raisonnée ou exposition des faits principaux et des lois concernant la distribution géographique des plantes de l'époque actuelle*. Victor Masson, Paris, 2 vol.

DONOVAN, S. K., 1987. — The fit of the continents in the late Precambrian. *Nature* 327 : 139-141.

DOYLE, J. A. & HICKEY, L. J., 1976. — Pollen and leaves from the mid-cretaceous Potomac Group. *In* : *Origin and early evolution of Angiosperms*, C. B. BECK éd., Columbia Univ. Press, New York : 139-206.

DRANSFIELD, J. & WHITMORE, T. C., 1970. — A Podostemacea new to Malaya : Indotristicha malayana. *Blumea* 18 : 152-155.

ENGLER, A., 1930. — Reihe Podostemonales. *In* : *Die natürlichen Pflanzenfamilien*, éd. 2, ENGLER & PRANTL éd., 18a : 1-68 et 483-484.

EXELL, A. W., 1960. — History of botanical collecting in the Flora zambesiaca area. *Flora Zambesiaca* 1 : 23-34.

FRIIS, E. M. & CREPET, W. L., 1987. — Time of appearance of floral features. *In* : *The origin of Angiosperms and their biological consequences*, FRIIS, CHALONER & CRANE éd., Cambridge Univ. Press, Cambridge : 145-180.

GOOD, R., 1964. — *The Geography of the flowering plants*. 3ᵉ éd., Longmans, London, 518 p.

GRANT, V., 1963. — *The Origin of adaptations*. Columbia Univ. Press, New York.

HECKEL, P. H. & WITZKE, B. J., 1979. — Devonian world palaeogeography. *In* : *The devonian System*, HOUSE, SCRUTTON & BASSETT éd., *Special Pap. Palaeontol.* 23 : 99-123.

HICKEY, L. J. & DOYLE, J. A., 1977. — Early cretaceous fossil evidence for angiosperm evolution. *Bot. Rev.* 43 : 1-104.

HORN AF RANTZIEN, H., 1950. — Tristicha, Najas and Sirodotia in Liberia. *Medd. Göteb. Bot. Trädg.* 18 : 185-197.

HORN AF RANTZIEN, H., 1951. — Certain aquatic plants collected by Dr. J. J. Baldwin in Liberia and Gold Coast. *Bot. Notis.* 4 : 368-398.

HURLEY, P. M., 1972. — The confirmation of continental drift. *In* : *Continents Adrift*, WILSON éd., Freeman, San Francisco : 56-67.

JAYARAM, K. C., 1974. — Ecology and distribution of fresh-water fisches, amphibians and reptiles. *In* : *Ecology and Biogeography in India*, MANI, M. S. éd., Junk, The Hague : 517-584.

KUPRIANOVA, L. A., 1969. — On the evolutionary levels in the morphology of pollen grains and spores. *Pollen et Spores* 11 : 333-351.

LEVIN, D. A., 1971. — The origin of reproductive isolating mechanisms in flowering plants. *Taxon* 20 : 91-113.

MARKOVA, O. L., 1974. — Run off. *In* : *World water-balance and water resources of the Earth*, UNESCO, Paris : 139-144.

MATTICK, F., 1964. — Uebersicht über die Florenreiche und Florengebiete. *In* : *Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien*, MELCHIOR éd., Borntraeger, Berlin 2 : 625-629.

MAYR, E., 1982. — Speciation and macroevolution. *Evolution* 36 : 1119-1132.

NAGENDRAN, C. R., SUBRAMANYAM, K. & AREKAL, G. D., 1977. — Distribution of the Podostemaceae in India. *J. Mysore Univ.*, sect. B, 27 : 172-188.

PINOT, J. P., 1968. — Océan indien. *In* : *Encyclopaedia universalis*, Encyclopaedia universalis France éd., Paris, 8 : 890-896.

POWELL, C. & VEEVERS, J. J., 1987. — Namurian uplift in Australia and South American triggered the main Gondwana glaciation. *Nature* 326 : 177-179.

RAMDAS, L. A., 1974. — Weather and climatic patterns. *In* : *Ecology and Biogeography in India*, MANI, S. éd., Junk, The Hague : 99-134.

RAVEN, P. H. & AXELROD, D. I., 1974. — Angiosperms biogeography and post continental movements. *Ann. Miss. Bot. Gard.* 61 : 539-673.

RETALLACK, G. J. & DILCHER, D. L., 1981. — Arguments for a glossopterid ancestry of Angiosperms. *Paleobiology* 7 : 54-67.

RICHARDS, P. W., 1952. — *The tropical Rain-forest*. Cambridge Univ. Press, Cambridge, 450 p.

RIDD, M. F., 1971. — South-east Asia as a part of Gondwanaland. *Nature* 234 : 531-533.

RIVALS, P., 1952. — Etudes sur la végétation naturelle de l'Ile de la Réunion. *Trav. Lab. forest. Toulouse*, 5, 3e sect., I, article 2 : 1-213.

VAN ROYEN, T., 1950. — Podostemaceae. *In* : *Flora of Panama*, WOODSON & SHEREY éd., *Ann. Miss. Bot. Gard.* 5 (2) : 37.

RYBKINA, A. J., 1976. — Run off (in Africa). *In* : *World water-balance and water resources of the Earth*, Unesco, Paris : 272-302.

SAMYLINA, V. A., 1960. — « Angiospermes du Crétacé inférieur dans le Bassin de Kolyma » (en langue russe) *Bot. Zhurn.* 45 : 335-352.

SCHLEIDEN, M. J., 1844. — *Beiträge zur Botanik. I.* Engelmann, Leipzig, 242 p.

SCHNELL, R., 1969. — Contribution à l'étude des Podostemacées de Guyane. *Adansonia*, sér. 2, 9 : 249-271.

SCHNELL, R., 1970. — *Introduction à la Phytogéographie des pays tropicaux*. Gauthier-Villars, Paris, 2 vol.

SCHNELL, R., 1987. — *La Flore et la Végétation de l'Amérique tropicale*. Masson, Paris, 2 vol.

SCOTESE, C., 1986. — Sequence of events in the Gondwana break-up and its effects on the flora. *In* : *The greening of Gondwana*, WHITE éd., Red Book Co., French Forest (Australie), 164 p.

SCULTHORPE, C. D., 1867. — *The biology of aquatic vascular plants*. Arnold, London, 610 p.

SMITH, A. G. & BRIDEN, J. C., 1977. — *Mesozoic and Cenozoic palaeocontinental maps*. Cambridge Univ. Press, Cambridge, 63 p.

SPORNE, K. R., 1949. — A new approach to the problem of the primitive flower. *New Phyt.* 48 : 259-276.

VAN STEENIS, C. J. J. G., 1973. — Communication personnelle citée par ASTON, H. I., 1973 : 151.

VAN STEENIS, C. J. J. G., 1981. — *Rheophytes of the World*. SIJTHOFF & NOORDHOFF éd., Alphen an der Rijn, 407 p.

STEYERMARK, J. A., 1979. — Plant-refuges and dispersal centres in Venezuela : their relict and endemic element. *In* : *Tropical Botany*, LARSEN & HOLM-NIELSEN éd., Academic Press, London : 185-221.

SUBRAMANYAM, K. & SREEMADHAVAN, C. P., 1969. — A conspectus of the families Podostemaceae and Tristichaceae. *Bull. Bot. Survey India* 11 : 161-168.

WALKER. J, W., 1974. — Aperture evolution in the pollen of primitive angiosperms. *Amer. J. Bot.* 60 : 1112-1137.

WATSON, L., WILLIAMS, W. T. & LANCE, G. N., 1967. — A mixed-data numerical approach to Angiosperm taxonomy : the classification of the Ericales. *Proc. Linn. Soc.* 178 : 25-35.

WENT, F. A. C., 1928. — Die Verbreitung der Podostemonaceen in Ost-Asien. *Rec. Trav. Bot. Neerl.* 25 A : 475-482.

WILLIS, J. C., 1902. — Studies in the morphology and ecology of the Podostemaceae of Ceylon and India. *Ann. Roy. Bot. Peradeniya* 1 : 267-465.

WILLIS, J. C., 1914. — On the lack of adaptation in the Tristichaceae and Podostemaceae. *Proc. Roy. Soc. London*, B, 87 : 532-550.

WILLIS, J. C., 1915. — The origin of the Tristichaceae and Podostemaceae. *Ann. Bot.* 29 : 299-306.

WILLIS, J. C., 1926. — The evolution of the Tristichaceae and Podostemaceae. *Ann. Bot.* 40 : 349-367.

VON WISSMANN, H., 1948. — Pflanzenklimatische Grenzen der warmen Tropen. *Erdkunde* 11 : 81-92.

XINGXUE, L. & ZHAOQI, Y., 1982. — A review of recent researches on the cathaysian flora in Asia. *Amer. J. Bot.* 69 : 479-486.

ZHAO, X. & COE, R. S., 1987. — Paleomagnetic constraints on the collision and rotation of the North and South China. *Nature* 327 : 141-144.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4ᵉ sér., **10**, 1988,
section B, *Adansonia*, nº 3 : 263-270.

Notes on *Cupaniopsis* (*Sapindaceae*).
1. New species from New Caledonia

F. ADEMA

Summary : Among material recently collected in New Caledonia chiefly by H. S. MACKEE and G. MCPHERSON four new species of *Cupaniopsis* have been recognised and are described.

Résumé : Dans le matériel récolté récemment en Nouvelle-Calédonie particulièrement par H. S. MACKEE et G. MCPHERSON, 4 espèces nouvelles de *Cupaniopsis* sont reconnues et décrites ici.

Frits Adema, Rijksherbarium, P.O.-Box 9514, 2300 RA, Leiden, Nederland.

1. **Cupaniopsis grandiflora** Adema, *sp. nov.* — Fig. 1, *a*.

Arbuscula 2-3 m alta, partibus juvenilibus glandulis scutatis obsitis. Folia 4-9-jugata, foliolis obscure vel grosse dentatis. Ramiflora. Flores ut in C. oedipoda *autem majores. Discus glaber. Ovarium 3-loculare extus pauce pilosum, intus glabrum.*

TYPE : *McPherson 3805*, Mont Do, 950 m, 6.6.1981 (holo-, MO!).

Treelets 2-3 m high, very young parts with minute glandular scales and short patent hairs, "varnished". Twigs terete, 1.5-5 mm in diameter, smooth, with minute glandular scales and short patent hairs, soon glabrous. Leaves 3-9-jugate; petiole 4.5-16.5 cm, pulvinate ± terete, semiterete in lower or upper part, glabrous or with scattered scales, sometimes with short patent hairs; rachis 6-28 cm, ± terete or semiterete, glabrous or with short patent hairs at the attachment of the petiolules, rarely also with scattered scales. Leaflets opposite to alternate, upper ones 8.5-17 × 1.5-5.5 cm (index 3.25-5.60), widest below, very rarely about the middle, lower ones 4.5-12 × 1.5-4.5 cm (index 2.30-3.40), widest below the middle, coriaceous, glabrous above and below, rarely with few scattered scales, base oblique, cuneate to rounded, apex obtuse to rounded or acuminate, acumen (2-)5-12 mm, rounded, margin obscurely to grossly dentate in apical part, rarely entire, midrib slightly prominent above, prominent below, nerves (5-)7-12(-15) per side, several of the upper ones ending in a tooth, (3-)10-21 mm apart, at 50°-55° to midrib; petiolule (2-)7-10(-19) mm, pulvinate, grooved above, glabrous or with short patent hairs on and near the pulvinus, sometimes with scattered scales.

Ramiflorous; inflorescences 2-16 cm, unbranched or with short to long branches. Bracts lanceolate to deltoid, 0.4-0.7 × 0.2-0.5 mm, outside with scales and short hairs, inside glabrous. Pedicels 8-10 mm, articulate at 1/2-3/4. Buds globular, 2.8-4.6 × 2.8-4.2 mm. Male

flowers : Sepals 5, rarely 6, free, imbricate, broad ovate to orbicular, concave, outer 2 smaller, 1.0-3.2 × 1.4-2.2 mm, scarious rim rather wide, innermost 4.2-4.8 × 3.1-5.3 mm, scarious rim very wide, out- and inside glabrous, ciliolate with glands. Petals 5, ± orbicular, irregularly dentate, 4.0-6.7 × 4.0-6.5 mm, out- and inside glabrous, ciliolate at base, scales 2, often 2-lobed at apex, with or whithout crests, 2.4-4.2 mm, ciliate. Disc complete, glabrous. Stamens 8 (9), exserted, filaments 3.2-5.2 mm, patently hairy in middle part, anthers 1.2-1.6 mm, glabrous. Pistillode 3-celled, 0.5-2.4 × 0.5-1.1 mm, outside with some hairs in upper part. Female flowers : perianth not much different from that in male flowers. Smaller sepals 2.4-2.6 × 1.9-2.0 mm, innermost 5.4 × 4.1 mm. Petals 5.9-6.2 × 4.6-5.8 mm, scales 3.2-3.6 mm. Filaments of staminodes 2.2-2.4 mm, anthers 1.6-1.8 mm, with few hairs. Ovary 3-celled, outside with few hairs, inside glabrous, style 3.6 mm, stigma 1.8 mm, 3-lined. Fruits ellipsoid, 3-angular in cross-section, 26-32 × 16 mm, stipe 3-6 mm, pericarp 1.6-2.0 mm thick, exocarp glabrous, endocarp glabrous, septum complete. Young seeds almost totally covered by arilloid, cotyledons unequal, superposed.

FIELDNOTES :

a. Ecological notes : Undergrowth of wet forests and maquis, 400-1 000 m. Fl. May (-July); fr. November.

b. Additional descriptive notes : Leaves shiny green, usually darker below. Inflorescence axes red or green. Pedicels, flowers and stamens white. Fruit green.

NOTES : Strongly resembling *C. oedipoda* in vegetative parts, especially the leaves. However, these are usually dentate in the present species. Furthermore the new species has larger flowers, and in the male flowers glabrous anthers.

SPECIMENS EXAMINED : *MacKee 23736*, Pouébo, Ouangati; *MacKee 12583*, Contrefort sud de la Table Unio; *Bernardi 9592*, Col d'Amieu; *MacKee 12612*, Col d'Amieu, Mé Ongué; *Guillaumin & Baumann-Bodenheim 8683, 9024*, Mé Améré; *McPherson 2832, 3805* (type); *Musselman, Delzell & Rich 5416*, Mont Do.

2. **Cupaniopsis squamosa** Adema, *sp. nov.* — Fig. 1, *b*.

Arbuscula vel frutex 1-2 mm alta, partibus juvenilibus densissime glandulis scutatis obsitis. Folia 1-2 (-3)-jugata, foliolis integerrimis. Inflorescentiae axillares. Capsula parva 10-13 × 6-9 mm, extus glandulis scutatis obsita apice interdum etiam breviter pilosa, intus tomentosa ad adpresse pilosa. Arilloidia semina obovoidea 2/3 ad fere tota obtegentia.

TYPE : *McPherson 6176*, Massif de Tiébaghi, ca. 550 m, 21.12.1983 (holo-, MO!; iso-, L!).

Treelets or shrubs 1-2 m high, young parts very densely covered with minute glandular scales, very young parts often "varnished". Twigs terete, 1-2 mm in diameter, smooth to striate, with minute glandular scales. Leaves 1-2(-3)-jugate; petiole 0.5-2.5 cm, pulvinate, semiterete, smooth, sometimes striate, often grooved above at least towards the apex, with scales; rachis 0.5-2.5(-4.5) cm, semiterete, smooth, sometimes striate, grooved above, with

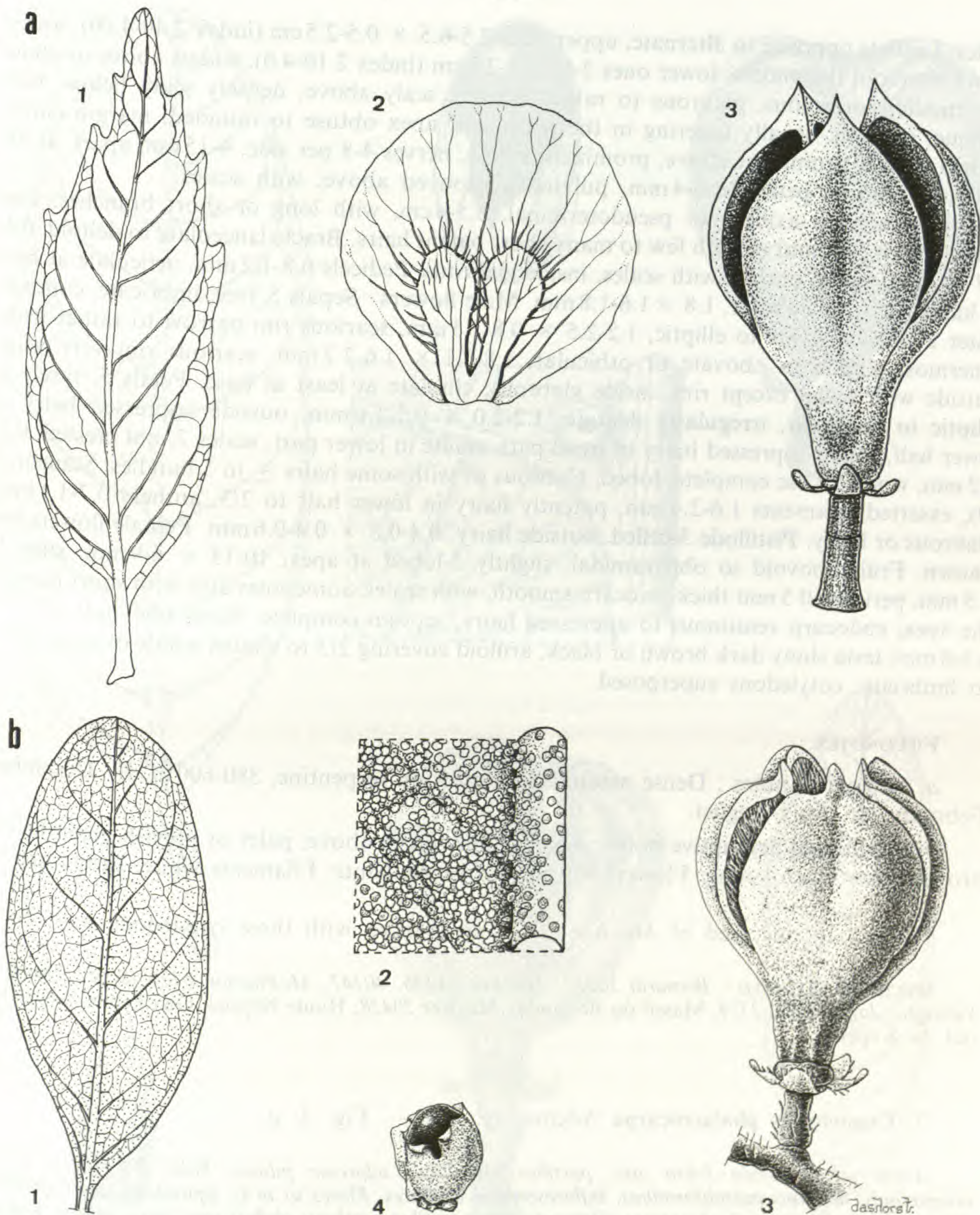


Fig. 1. — **a, Cupaniopsis grandiflora** : **1**, leaflet lower side × 1 ; **2**, petal inside × 8.4 ; **3**, fruit × 2.1. (1 and 2 after *McPherson 3805*, type ; 3, after *Guillaumin & Baumann-Bodenheim 8683*). — **b, Cupaniopsis squamosa** : **1**, leaflet lower side × 1.4 ; **2**, *idem*, detail showing the glandular scales × 35 ; **3**, fruit × 2.8 ; **4**, seed × 4.2. (After *MacKee 20428*).

scales. Leaflets opposite to alternate, upper ones 2.5-6.5 × 0.5-2.5 cm (index 2.40-4.60), widest above or about the middle, lower ones 2-5 × 1-2.5 cm (index 2.10-4.0), widest above or about the middle, coriaceous, glabrous to rather densely scaly above, densely scaly below, base oblique, cuneate, usually tapering in the petiolules, apex obtuse to rounded, margin entire, midrib slightly prominent above, prominent below, nerves 4-8 per side, 4-15 mm apart, at 45° (-60°) to midrib; petiolule 0-4 mm, pulvinate, grooved above, with scales.

Inflorescences axillary or pseudoterminal, 3.5-4 cm, with long or short branches, axes densely scaly, without or with few to many short patent hairs. Bracts lanceolate to deltoid, 0.4-0.7 × 0.4-0.6 mm, outside with scales, inside glabrous. Pedicels 0.8-1.2 mm, articulate at base to halfway. Buds globular, 1.8 × 1.6-1.8 mm. Male flowers : Sepals 5, free, imbricate, concave, outer 2 smaller, ovate to elliptic, 1.2-2.5 × 0.8-1.3 mm, scarious rim narrow to rather wide, innermost elliptic to obovate or orbicular, 1.8-3.1 × 1.6-2.2 mm, scarious rim very wide, outside with scales except rim, inside glabrous, ciliolate at least at base. Petals 5, rarely 6, elliptic to orbicular, irregularly dentate, 1.2-2.0 × 0.7-1.6 mm, outside appressed hairy in lower half, inside appressed hairy in basal part, ciliate in lower part, scales 2, not crested, 0.6-1.2 mm, woolly. Disc complete, lobed, glabrous or with some hairs ± in 5 bundles. Stamens 8 (9), exserted, filaments 1.6-2.4 mm, patently hairy in lower half to 2/3, anthers 0.7-1.1 mm, glabrous or hairy. Pistillode 3-celled, outside hairy, 0.4-0.8 × 0.4-0.6 mm. Female flowers not known. Fruit obovoid to obpyramidal, slightly 3-lobed at apex, 10-13 × 6-9 mm, stipe 1-1.5 mm, pericarp 0.5 mm thick, exocarp smooth, with scales, sometimes also with short hairs at the apex, endocarp velutinous to appressed hairy, septum complete. Seeds obovoid, 6-8.5 × 3.5-6 mm, testa shiny dark brown or black, arilloid covering 2/3 to almost whole of seed, lobed to fimbriate, cotyledons superposed.

FIELDNOTES :

a. Ecological notes : Dense maquis-like scrubs on serpentine, 380-600 m. Fl. December-February; fr. May-August.

b. Additional descriptive notes : Leaves shiny green above, paler or greyish green below, brown below when young. Flowerbuds green. Corolla white. Filaments white. Fruits brown.

NOTES : In one seed of *MacKee 20428* an embryo with three cotyledons was found.

SPECIMENS EXAMINED : *Bernardi 10277, MacKee 21326, 40147, McPherson 6176* (type), Dôme de Tiébaghi; *Jaffré 1235, 2374*, Massif du Boulinda; *MacKee 20428*, Haute Népoui, Oua Péoué, Contrefort sud du Kopéto.

3. **Cupaniopsis phalacrocarpa** Adema, *sp. nov.* — Fig. 2, *a*.

Arbor vel arbuscula 3-8 m alta, partibus juvenilibus adpresse pilosis. Folia 3-5-jugata, foliolis integerrimis, domatiis pustuliformibus. Inflorescentiae axillares. Flores ut in C. apiocarpa *autem majores. Discus glaber. Stamina (7-)8 exserta, filamentis pubescentibus, antheris glabris raro pauce pilosis. Capsula fere globosa ad ellipsoidea, extus glabra vel disperse breviter pilosa, intus adpresse pilosa. Arilloidia semina fere tota obtegentia.*

TYPE : *MacKee 38361*, Canala, Chiamoué, 600 m, 29.12.1980 (holo-, P!; iso-, L!).

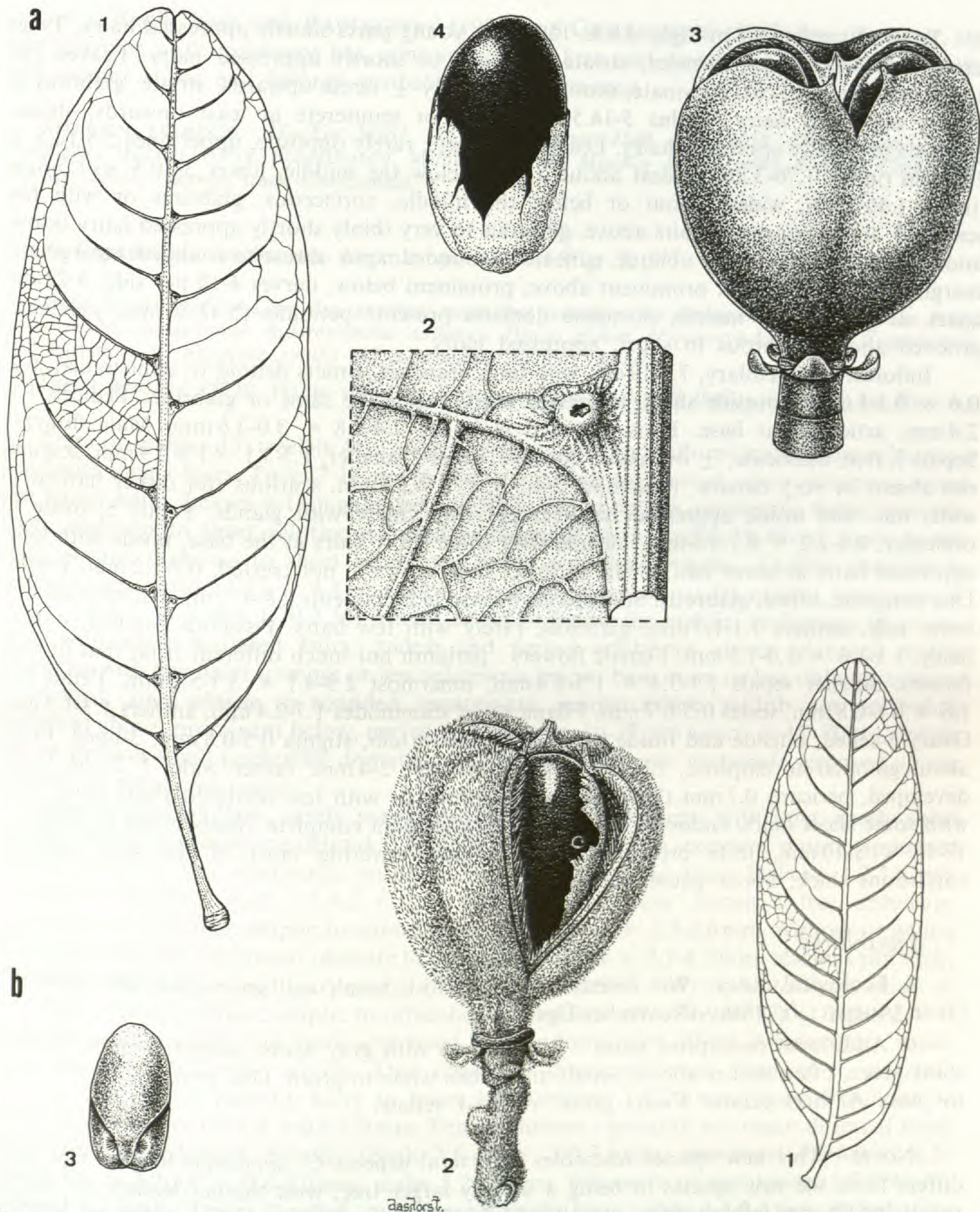


Fig. 2. — **a, Cupaniopsis phalacrocarpa** : **1**, leaflet lower side × 1.4 ; **2**, domatium × 8.4 ; **3**, fruit × 2.1 ; **4**, seed × 2.1. (After *McPherson 4540*). — **b, Cupaniopsis mackeeana** : **1**, leaflet lower side × 0.35 ; **2**, fruit × 2.1 ; **3**, embryo × 1.4. (1, after *Mackee 18710*, type ; 2 and 3 after *Schmid 2888*).

Trees or treelets 3-8 m high, d.b.h. 15-20 cm, young parts shortly appressed hairy. Twigs terete, 1.5-3(-5) mm in diameter, striate, glabrous to shortly appressed hairy. Leaves 3-5-jugate; petiole 3-8.5 cm, pulvinate, semiterete, usually ± terete upwards, striate, glabrous to shortly appressed hairy; rachis 5-14.5 cm, terete, or semiterete at least upwards, striate, glabrous to shortly appressed hairy. Leaflets alternate, rarely opposite, upper ones 5.5-12.5 × 2-6.5 cm (index 1.70-3.20), widest about, rarely below the middle, lower 3-10.5 × 1.5-6 cm (index 1.40-2.40), widest about or below the middle, coriaceous, glabrous or with few scattered, short, appressed hairs above, glabrous to very thinly shortly appressed hairy below, midrib a bit denser so, base oblique, cuneate to rounded, apex obtuse to rounded, emarginate, margin entire, midrib not prominent above, prominent below, nerves 4-10 per side, 5-22 mm apart, at (50°-)60° to midrib, pustulate domatia present; petiolule (5-)7-20 mm, pulvinate, grooved above, glabrous to short, appressed hairy.

Inflorescences axillary, 7.5-19 cm, with long branches. Bracts deltoid to semicircular, 0.2-0.6 × 0.3-1.0 mm, outside short, appressed hairy, inside the same or glabrous. Pedicels 1.1-2.4 mm, articulate at base. Buds flattened globular, 2.4-2.8 × 3.0-3.6 mm. Male flowers: Sepals 5, free, imbricate, ± orbicular, concave, outer 2 smaller, 1.3-3.1 × 1.9-2.9 mm, scarious rim absent or very narrow, innermost 2.4-3.6 × 2.9-3.6 mm, scarious rim rather narrow to wide, out- and inside appressed hairy except rim, ciliate with glands. Petals 5, ovate to orbicular, 0.8-2.2 × 0.7-1.6 mm, outside with some short hairs at the base, inside with long, appressed hairs in lower half, ciliate in lower half, scales 2, not crested, 0.6-1.2 mm, woolly. Disc complete, lobed, glabrous. Stamens (7) 8, exserted, filaments 2.8-4.2 mm, patently hairy in lower half, anthers 1.1-1.7 mm, glabrous, rarely with few hairs. Pistillode 3-celled, outside hairy, 1.1-1.6 × 1.0-1.3 mm. Female flowers: perianth not much different from that in male flowers. Smaller sepals 1.7-3.4 × 1.9-3.4 mm, innermost 2.9-4.1 × 3.1-5.0 mm. Petals 0.8-1.6 × 0.6-0.8 mm, scales 0.5-0.7 mm. Filaments of staminodes 1.7-2.4 mm, anthers 1.3-1.7 mm. Ovary 3-celled, outside and inside hairy, style 0.8-1.6 mm, stigma 0.5-0.8 mm, 3-lined. Fruits about globular to ellipsoid, 22-30 × 17-20 mm, stipe 2-4 mm, rather wide, 1, 2, or 3 cells developed, pericarp 0.7 mm thick, exocarp glabrous or with few scattered short hairs, stipe with some short hairs, endocarp appressed hairy, septum complete. Seeds ovoid or ellipsoid, 17-18 × 8-10 mm, testa brownish, arilloid thick, covering most of the seed, lacerate, cotyledons thick, about equal, superposed.

FIELDNOTES:

a. Ecological notes: Wet forests on mica schist, basalt and greywacke, 400-700 m. Fl. (June-)August; fr. (May-)November-December.

b. Additional descriptive notes: Bark brown with gray spots, almost smooth. Leaflets shiny green, often darker above. Sepals and petals white to green. Disc pink. Filaments white to pink. Anthers yellow. Fruits green. Arilloid yellow.

NOTES: This new species resembles in several aspects *C. apiocarpa* Radlk. The latter differs from the new species in being a usually larger tree, with thinner leaflets on shorter petiolules, shorter inflorescences, usually smaller flower parts, a hairy disc and hairy, slender-stiped fruits with smaller seeds.

Because of the glabrous fruits fruiting specimens of the new species key out to *C.*

psilocarpa Radlk. both with RADLKOFERS' (1934) and GUILLAUMINS' (1948) key. However, the type specimen of *C. psilocarpa* has, contrary to both keys and descriptions, rather hairy fruits with slender stipes and belongs probably to *C. apiocarpa*.

SPECIMENS EXAMINED : *MacKee 28961, 37135, McPherson 4540, 4056, 4058, 4774*, Pouébo, Mont Mandjélia; *MacKee 40514*, Ponérihouen, Mont Aoupinié; *MacKee 38361* (type), Canala, Chiamoué; *MacKee 29637*, Canala, track Ciu-Coindé.

4. **Cupaniopsis mackeeana** Adema, *sp. nov.* — Fig. 2, *b.*

Arbor vel arbuscula 4-12 m alta, partibus juvenilibus velutinis pilis longioribus immixtis. Folia 4-12-jugata, foliolis integerrimis. Inflorescentiae axillares. Discus glaber. Hypocotyledon pilosa. Cupaniopsis macrocarpae *et* C. azanthae *similis sed in omnibus partibus majoribus.*

TYPE : *MacKee 18710*, Haute vallée de l'Amoa, 300 m, 28.4.1968 (holo-, P!; iso-, L!, P!).

Trees or (palmoid ?) treelets 4-12 m high, young parts and inflorescences short velutinous mixed with longer hairs. Twigs 7-14 mm in diameter, striate to grooved, short velutinous mixed with longer hairs. Leaves 4-12-jugate; petiole 10-34 cm, pulvinate, semiterete, terete upwards, striate, glabrous to short velutinous mixed with longer hairs; rachis 18-44 cm, more or less terete, striate, glabrous to short velutinous mixed with longer hairs. Leaflets opposite to alternate, upper ones 15-21 × 4-8 cm (index 2.20-3.30), widest about the middle, lower ones 9-14.5 × 3.5-6.5 cm (index 1.70-2.50), widest about or below the middle, coriaceous, glabrous, rarely with some scattered hairs, midrib and nerves velutinous above, glabrous midrib sometimes with few hairs to more or less velutinous below, base more or less oblique, cuneate to rounded, apex obtuse to rounded, emarginate, margin entire, midrib not or slightly prominent above, prominent below, nerves 7-20 per side, 10-22 mm apart, at 45°-70° to midrib, with or without small pocketlike domatia; petiolule (8-)15-30 mm, pulvinate, grooved above, glabrous to short velutinous.

Inflorescences axillary, rarely pseudoterminal, (6.5-)13.5-53 cm, with long, rarely short branches. Bracts lanceolate to deltoid, 0.5-3.0 × 0.5-1.6 mm, thick, concave, outside appressed hairy to more or less velutinous, inside appressed hairy at the base. Pedicels 1.2-1.4 mm, articulate at the base. Buds 1.8-4.2 × 2.3-4.8 mm. Male flowers : Sepals 5, free, imbricate, concave, outer 2 smaller, elliptic to almost orbicular, 2.8-4.2 × 1.7-2.6 mm, without or with a narrow scarious rim, innermost obovate to orbicular, 3.6-5.4 × 3.1-4.2 mm, scarious rim wide, outside and inside appressed hairy except rim, inside sometimes only up to halfway, ciliate in lower half. Petals 5, oblique elliptic to orbicular, or lingulate (*MacKee 26592*), (1.1-)1.8-2.4 × (0.3-)1.2-2.2 mm, outside and inside appressed hairy in lower part, ciliate in lower part, scales 2, not crested, 0.8-2.0 mm, woolly. Disc complete, lobed, glabrous. Stamens 8, exserted, filaments 2.3-4.6 mm, patently hairy in lower half, anthers 1.4-2.3 mm, hairy. Pistillode 3-celled, outside hairy, 1.0-1,4 × 0.6-1.0 mm. Female flowers : perianth not much different from that of the male flowers. Smaller sepals 3.6-4.8 × 3.0-3.6 mm, innermost 4.0-6.0 × 4.2-4.8 mm. Petals 2.2-3.6 × 0.8-2.0 mm, scales 1.2-2.5 mm. Filaments of staminodes 1.7-2.9 mm, anthers 1.4-2.0 mm. Ovary 3-celled, outside and inside hairy, style 1.4-2.5 mm, stigma 1.1-1.6 mm, 3-lined. Fruits globular to obovoid, 22-25 × 20-24 mm, stipe 1-2 mm, pericarp 0.8-1.8 mm thick, exocarp smooth, short velutinous, endocarp velutinous to appressed hairy,

septum complete. Seeds ellipsoid, 15-18 × 9-10 mm, testa shiny black, arilloid covering almost the whole of the seed, lacerate, cotyledons equal or unequal, (obliquely) superposed, hypocotyl hairy on the sides.

FIELDNOTES :

a. Ecological notes : Humid forests on greywacke, 30-700 m. Fl. March-June; fr. June, December.

b. Additional descriptive notes : Bark brown, a bit rough. Leaflets glossy dark green above, light to dark green below. Sepals pale green to greenish white. Petals white to pale yellow. Filaments white. Anthers yellow or red. Pistil greenish white to greyish green.

NOTES : Strongly resembling *C. macrocarpa* and *C. azantha*, but usually larger in most parts. The leaflets are never acuminate in the present species. Hairy hypocotyls are a rare phenomenon in *Cupaniopsis*.

MacKee 26592 has rather small sepals and petals, the latter being lingulate in stead of more or less elliptic to orbicular.

I named this species in honour of Dr. H. S. MACKEE, an indefatigable collector of New Caledonia plants. Of *Cupaniopsis* he collected no fewer than 167 specimens, including the types of the present species and *C. phalacrocarpa*.

The vernacular name "Imoinri" has been given to this and several other species of *Cupaniopsis* and to other *Sapindaceae* (*MacKee 20894*).

SPECIMENS EXAMINED : *MacKee 16951*, Koumac, Le Cresson; *Schmid 2888*, Inédété; *MacKee 18710* (type), Haute vallée de l'Amoa; *MacKee 26582, 26592, 26607*, Ponérihouen, pente est du Mont Aoupinié; *McPherson 1692*, Thy River Valley, 12 km NE of Nouméa.

ACKNOWLEDGEMENTS : The loan of the material used in this study from the herbaria : B, BRI, G, L, MO, NSW, P, UC is gratefully acknowledged. Special thanks are due to the director of the Laboratoire de Phanérogamie in Paris, the Netherlands Organisation for the Advancement of Pure Research (Z.W.O.) and the Centre National de la Recherche Scientifique (C.N.R.S.) for enabling me to visit that institute. Dr. R. D. HOOGLAND is thanked for his kind help during my stay in Paris. Dr. P. W. LEENHOUTS and Prof. Dr. C. KALKMAN are thanked for their critical remarks after reading the manuscript. Dr. J. F. VELDKAMP kindly corrected the Latin diagnoses. The drawings were made by Mr. G. R. M. DASHORST, State Herbarium of South Australia, Adelaide, 1988 Churchill Fellow.

REFERENCES

GUILLAUMIN, A., 1948. — *Flore analytique et synoptique de la Nouvelle-Calédonie*. Paris, 369 p.

RADLKOFER, L., 1933. — Cupaniopsis. *In* : ENGLER, A. (ed.), *Pflanzenreich* 98f : 1177-1208.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **10**, 1988,
section B, *Adansonia*, n° 3 : 271-274.

Un *Digitaria* (*Poaceae*) nouveau d'Ethiopie méridionale

J.-P. LEBRUN

Résumé : *Digitaria neghellensis* J.-P. Lebrun est décrit d'Ethiopie méridionale. Cette plante vivace évoque bien le *D. flaccida* Stapf, mais aussi le *D. gayana* (Kunth) Stapf ex A. Chev. par sa panicule à épillets longuement soyeux argentés.

Summary : *Digitaria neghellensis* J.-P. Lebrun is described from southern Ethiopia. This perennial plant has the general habit of *D. flaccida* Stapf, but resembles *D. gayana* (Kunth) Stapf ex A. Chev. in its panicle, the spikelets being furnished with long, silky hairs.

Jean-Pierre Lebrun, Institut d'Elevage et de Médecine vétérinaire des Pays tropicaux, 10, rue Pierre Curie, 94704 Maisons Alfort Cedex, France.

Dans la troisième partie du volume consacré aux Poacées du domaine de la « Flora of Tropical East Africa » W. D. CLAYTON insiste sur le fait que le genre *Digitaria* est difficile ; et que sa subdivision classique en sous-genres et sections multiples selon la nature des poils portés par les épillets, aussi bien que d'après le groupement des épillets sur le rachis n'est guère satisfaisant. De sorte qu'en présence d'une espèce nouvelle, il est difficile de déterminer ses réelles affinités. C'est bien le cas ici ; car la plante qui nous occupe ressemble par certains côtés au *D. flaccida* Stapf de la section *Flaccidulae* mais aussi au *D. gayana* (Kunth) Stapf ex A. Chev. de la section *Tricholaenoides*, par un autre caractère. Cependant, comme elle ne présente pas de glume supérieure gibbeuse — caractère remarquable, mais souvent difficile à saisir, du fait de la présence d'une pilosité considérable — c'est finalement par rapport au *D. gayana* que nous la décrirons. En attendant que de nouveaux travaux éclairent les affinités spécifiques au sein du vaste genre *Digitaria*, riche en espèces (± 200), mais pauvre en caractères bien tranchés.

Digitaria neghellensis J.-P. Lebrun, *sp. nov.*

Species similis D. gayanae *a qua habitu perenni, culmis basi sericeo-villosis, laminis foliorum, latioribus spiculis inflorescentiae grise-ardesiacis differt.*

TYPUS : *Rippstein 842*, Ethiopie, Sidamo, mont Filtu, ca. 41° E × 5° N, sur pente à 5 % avec *Digitaria arushae* Clayton (holo-, ALF).

Herbacée vivace, haute d'environ 70 cm. Chaumes rigides, dressés, atteignant 4-5 mm de diamètre juste au-dessus de la base, qui est un peu renflée par des gaines velues-soyeuses, plus

minces ensuite, parfois divisées, atteignant finalement moins d'1 mm sous l'inflorescence. Nœuds supérieurs violets-noirs, glabres. Feuilles à gaines velues-soyeuses par une pubescence double ; l'une constituée de soies souvent étalées horizontalement, blanches-soyeuses, certaines à base tuberculée, atteignant 4-5 mm de longueur du moins sur les gaines de la moitié inférieure de la plante ; l'autre formée de poils courts également étalés, gaines supérieures simplement munies sur les côtes de nombreuses et courtes spicules. Ligule membraneuse puis déchiquetée-ciliée, courte. Limbes arrondis à la base et même légèrement amplexicaules, longs d'environ 50 mm, larges d'environ 7 mm (22 × 3 à 6 × 8), à bords cartilagineux, ondulés-crispés, lancéolés, pointus.

Inflorescence formée d'un axe central plus long que les autres racèmes ; cette panicule contractée est longue d'environ 13 cm, constituée de 4-5 racèmes non verticillés, flexueux, inclus l'axe central se terminant par un racème. Racèmes longs de 75-120 mm, certains présentant à leur base une partie nue, dépourvue d'épillets. Epillets généralement groupés par 2, l'un courtement, l'autre longuement pédicellé, parfois par 3 à la base des racèmes, quelquefois le troisième épillet très réduit. Epillets elliptiques, gris-ardoise, soyeux, longs de 6,5 mm, poils compris, qui eux forment une longue mèche légèrement torsadée au-delà du sommet des pièces elles-mêmes. Glume inférieure réduite à une écaille d'environ 0,5 mm de longueur, glabre ; glume supérieure longue de 2,5 mm, à trois nervures principales vertes, accompagnées de deux nervures latérales plus faibles, vues de l'intérieur totalement glabres, mais extérieurement totalement recouvertes de longs poils argentés-soyeux. Première fleur réduite à une glumelle inférieure à trois nervures principales vertes, accompagnées de deux nervures intermédiaires plus faibles, de l'intérieur totalement glabre, longue de 2,5 mm ; mais extérieurement toute recouvertes de longs poils gris-ardoise, soyeux, sauf tout à fait à sa partie inférieure ; cette pièce présente à sa base sur plus du tiers de sa longueur des bords enveloppants, repliés vers l'intérieur. Fleur fertile longue d'un peu plus de 2 mm, formée d'une part d'une glumelle inférieure chartacée, brun-violacé, marquée de ponctuations disposées en lignes longitudinales régulières, terminée brusquement en pointe relativement longue et presque cylindrique ; d'autre part d'une glumelle supérieure de même nature, quasi totalement enveloppée par la pièce précédente, sauf à la base sur une très petite surface en forme de goutte d'eau.

AUTRES ÉCHANTILLONS ÉTUDIÉS : *Sandford in Mooney 7424*, Ethiopie : Sidamo, 20 miles North of Moyale, open *Acacia* bush on red clay, alt. 3500 ft., 2-7.1958 ; *Friis et al. 891*, about 35 km SE of Neghelle, on the road to Filtu (5°15 N-39° SSE), about 1600 m alt., rocky limestone slope with *Acacia nilotica, Terminalia sp., Commiphora sp., Barbeya oleoides, Balanites sp.*, etc., 2.11.1972 ; *Gilbert 3342*, 32 km ESE of Neghelle, along Filtu Rd. (5°14 N-39°52 E), alt. 1570 m, mixed deciduous woodland with *Acacia etbaica?, Combretum, Barbeya oleoides*, limestone slope, 6.5.1974 ; *Gilbert et al. 7708*, 37 km SE of Filtu on road to Dolo (4°53 N-40°54 E), 1100 m alt. ; rather dense woodland/bushland, *Acacia, Commiphora* and *Euphorbia sp.* aff. *scheffleri* (n° *7709*), dark soil, 21.5.1983.

Espèce spectaculaire évoquant bien, à première vue, par ses épillets très longuement poilus-soyeux, les *D. gayana, flaccida* Stapf, *tricholaenoides* Stapf et *pellita* Stapf, mais dont les affinités réelles restent à préciser.

Au terme de cette note, nous tenons à adresser nos biens sincères remerciements au Dr. W. D. CLAYTON des Jardins Royaux de Kew, pour ses avis et remarques particulièrement autorisés.

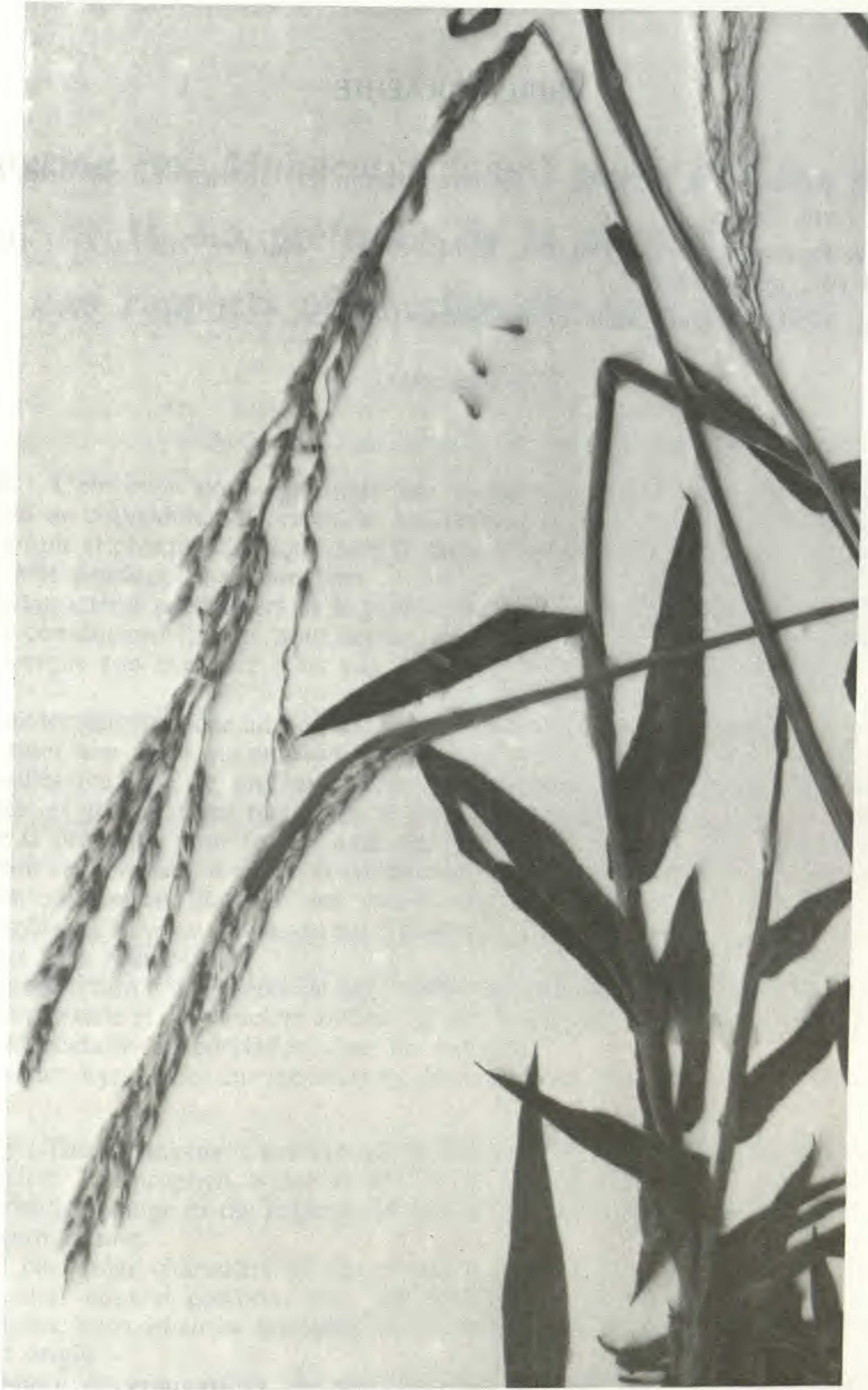


Fig. 1. — **Digitaria neghellensis** (*Friis et al. 891*, K).

BIBLIOGRAPHIE

CLAYTON, W. D. & RENVOIZE, S. A., 1986. — Genera Graminum. Grasses of the World. *Kew Bull.*, Add. Ser. XIII, 1 vol. 289 p.

CLAYTON, W. D. & RENVOIZE, S. A. *in* POLHILL, R. M., 1982. — *Flora of Tropical East Africa.* Gramineae (Part 3), 1 vol., pp. 451-898.

HENRARD, J. Th., 1950. — *Monograph of the genus Digitaria.* 1 vol., XXI + 999 p.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4[e] sér., **10**, 1988,
section B, *Adansonia*, n° 3 : 275-333.

Les *Liliopsida* (ex *Monocotyledones*) n'ont pas de cotylédon[1].

II. La préfeuille de la plantule : ses rapports avec celles des axes feuillés

H. Jacques-Félix

Résumé : L'embryon coenogénétique des *Liliopsida* est un protocorme ramifié, strictement dépourvu de cotylédon. La préfeuille, qui atteste ce processus de ramification, a d'abord une forme simple et presque identique dans la majorité des espèces ; puis elle se diversifie, soit dans la graine, soit pendant la germination.

Les caractères particuliers de la préfeuille : initiation sur le tissu de l'axe porteur ; position adaxiale conséquentielle, etc., sont décrits. Ils permettent : a) de l'identifier sur les germinations, même lorsque son existence n'est pas évidente ; b) de rejeter l'idée préconçue de son origine géminée.

Chez les germinations admotives, dont le protocorme ne s'allonge pas, la préfeuille diverge pour former une gaine qui entoure le point végétatif, comme chez les bourgeons axillaires des axes feuillés (ce type de préfeuille était inexactement nommé « ligule du cotylédon »).

Chez les germinations rémotives, le protocorme s'allonge, du moins le secteur axillaire, et entraîne la préfeuille pour former avec elle une axilla tubulaire (cette structure complexe était inexactement nommée « gaine cotylédonaire ») ; chez les espèces hypogées, l'axilla et le bourgeon s'enfoncent dans le sol, tandis que, chez les épigées, le secteur supra-axillaire chlorophyllien s'élève au-dessus du sol. Toutes ces préfeuilles sont homologues entre elles et avec celles des axes feuillés.

La production d'une préfeuille par l'embryon coenogénétique est une preuve indiscutable de sa structure axiale et du caractère axillaire de son bourgeon. Cette compréhension correcte abolit le mythe séculaire du cotylédon chez les *Liliopsida*.

Plusieurs hypothèses sur les relations phylogéniques entre *Magnoliopsida* et *Liliopsida* sont réfutées.

Summary : The coenogenetic embryo of the *Liliopsida* is a ramified protocorm, strictly destitute of cotyledon. The prophyll, which attests this process of ramification, has at first a simple and almost identical shape in the majority of species ; then it diversifies itself either in the seed, or during germination.

The particular characters of the prophyll : initiation on the tissue of the carrier axis ; consequential adaxial position, etc., are described. They permit : a) to identify it on the germinations, even when its existence is not evident ; b) to reject the preconceived idea of its geminate origin.

In admotive germinations, the protocorm of which doesn't elongate, the prophyll diverges to make a sheath which surrounds the growing-point as in the axillary buds of foliate axes (this type of prophyll was termed inexactly "ligula of cotyledon").

1. Première partie : Les Monocotylédones n'ont pas de cotylédon. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4[e] sér., 4, sect. B, *Adansonia*, n° 1-2 (1982).

In remotive germinations, the protocorm elongates, at leats its axillary sector, and carries away the prophyll to form with it a tubular axilla (this complex structure was termed inexactly "cotyledonary sheath"); in hypogeal species, the axilla and bud are propelled deeper into the soil, whereas in epigeal species, the chlorophyllous supra-axillary sector rises out of the soil. All these prophylls are homologous with each other and with those of the foliate axes.

The production of a prophyll by the coenogenetic embryo is an indiscutable proof of its axial structure and the axillary character of its bud.

Several hypotheses about phylogenetic relationships between *Magnoliopsida* and *Liliopsida* are refuted.

Henri Jacques-Félix, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 Paris, France. Adresse privée : 25, rue de St Quentin, 94130 Nogent/Marne, France.

INTRODUCTION

Les deux Classes d'*Angiospermae* se distinguent par d'importantes différences de structure, dont les premières se manifestent dès l'organogenèse pour former la plantule [1], puis s'affirment lors de la germination. Chez les *Magnoliopsida*, l'axe embryonnaire poursuit sa croissance apicale et assure le développement de la plante; tandis que chez les *Liliopsida*, la partie sommitale de ce même axe est vouée à une fonction haustoriale ou de réserve, après avoir initié un bourgeon latéral de remplacement. Cette définition du protocorme ramifié ne s'applique pas à celles des *Liliopsida* dont l'embryon palingénétique ne s'organise qu'au moment et par la germination, les *Orchidaceae*, par ex., qui n'entrent donc pas dans le cadre de cette étude.

L'appareil racinaire, malgré son intérêt pour une juste définition de ses composants : radicule ou base radiculaire; racines adventives du protocorme ou du nœud préfoliaire, etc., n'intervient que secondairement dans la compréhension de la plantule des *Liliopsida*, de sorte que nous n'y ferons allusion qu'incidemment. Par contre, la préfeuille, que nous considérons comme test du processus de ramification, sera notre préoccupation essentielle.

Cette conception du protocorme ramifié n'a été clairement exposée que récemment (Jacques-Félix, 1957). Et pourtant, voici plus d'un siècle, de premiers organographes de talent avaient reconnu — malheureusement dans le cadre du mythe cotylédonaire — certains des caractères propres aux plantules de *Liliopsida* : système racinaire endogène, « gemmule » [2] occultée, symétrie dorsiventrale prononcée, etc. Les premiers auteurs pensaient même que le bourgeon était endogène, ce qui n'est jamais le cas chez les plantules (voir à Endogénie p. 306). C'est R. Brown qui, à l'occasion de son ouvrage de floristique, Prodr. Fl. Nov. Holl., 1810, a montré qu'une fente latérale maintient le point végétatif en communication avec l'extérieur chez les plantules d'*Araceae*.

Presque simultanément, plusieurs auteurs allaient donc s'attacher à reconnaître le

1. Nous entendons par plantule, ou embryon coenogénétique (Jacques-Félix, 1982 : 6) les jeunes sporophytes déjà organisés, tels qu'ils existent dans la plupart des graines à maturité. En conséquence, nous réservons le terme d'embryon à ces mêmes sporophytes avant leur organisation (cf. Plantule ou embryon, p. 315).

2. Outre les citations, nous mettons également entre « ..... » les termes employés en rapport avec le mythe cotylédonaire. C'est le cas de « gemmule », qui a bien le sens général de bourgeon, mais que l'usage réserve au seul bourgeon primaire de la plantule des *Magnoliopsida*. Il ne doit donc pas désigner le bourgeon axillaire de la plantule des *Liliopsida*.

processus d'occlusion du bourgeon. SCHLEIDEN (1837), par ex., observa sur plusieurs embryons, dont celui de *Secale*, que le point végétatif, initié dans une dépression latérale, s'accroît simultanément avec les tissus périphériques qui viennent le recouvrir à l'exception d'un orifice médian, pratiquement non visible. Pour cet auteur, c'était la « ligule » de la « feuille cotylédonaire » qui assurait ce recouvrement (voir Rejet du concept ligulaire, p. 316).

JUSSIEU (1839), après avoir également observé cette structure chez *Canna*, s'était appliqué à en vérifier le caractère général et fondamental chez un grand nombre de *Liliopsida*. Pour lui, la « feuille cotylédonaire » était la première feuille qui, par sa base engainante, enveloppait la « gemmule » comme toutes les feuilles suivantes engainent successivement le point végétatif. Cette conception était meilleure; toutefois, pas plus que SCHLEIDEN, il ne pensait que cette « gaine » pouvait être un membre foliaire distinct, et non une partie de sa « feuille cotylédonaire ». JUSSIEU fit aussi une autre remarque, dont l'interprétation aurait pu être décisive. Il homologua la « fente cotylédonaire » des plantules peu différenciées à celle observée à l'apex des préfeuilles (« coléoptile ») de plantules prégermées, comme *Zostera*, par ex. Malheureusement, au lieu d'y voir un effet du développement de la préfeuille, il transposa sa conception du « cotylédon » à cette seule préfeuille, comme l'avait déjà fait RICHARD (1811), et plusieurs autres auteurs par la suite, en ce qui concerne les *Poaceae*.

Ainsi, d'après ces deux études historiques, prises en exemple parmi beaucoup d'autres, nous voyons le point de départ des controverses interminables sur la plantule des *Liliopsida*. Tout le monde voit un « cotylédon », mais ce n'est pas toujours le même organe. Depuis cette époque, les auteurs ont toujours décrit la formation et le recouvrement du bourgeon latéral selon le concept cotylédonaire, en nommant : « cotylédon »; « ligule, gaine, limbe, pétiole, fente, cotylédonaires »; « pore germinatif », etc. EMBERGER (1960 : 480), par ex., rappelait ainsi ce caractère général des *Liliopsida* : « Le cotylédon est toujours engainant (exception Dioscoréacées), le bourgeon étant abrité par la fente cotylédonaire ».

Pour nous, cette étape du développement est celle de la formation d'un bourgeon axillaire, dont le recouvrement est assuré par le premier membre foliaire, ou préfeuille, comme cela est normal. Notre intention est d'en faire la démonstration en comparant ce processus, observé sur le protocorme, à celui observé sur les axes végétatifs.

— Qu'est-ce que la préfeuille (prophylle)?

C'est PETIT-THOUARS (1819) qui a proposé le terme de protophylle, pour remplacer celui de cotylédon, dont il disait qu'il avait été emprunté à la zoologie, et ne convenait pas pour désigner les premières feuilles de l'embryon des Phanérogames. TURPIN (1819), à qui l'on attribue erronément la paternité de ce terme, a bien étudié les préfeuilles des axes végétatifs et inflorescentiels des Graminées [3] et des Cypéracées à cette même époque, mais il les désignait, ainsi que MIRBEL (1815), sous le nom de spathelles. Toutefois, c'est dès 1820 qu'il adopta protophylle pour l'appliquer aux préfeuilles, dont il disait que : « ces petites feuilles sont aux embryons-fixes, ce que les cotylédons sont aux embryons-graines ». A cette époque, en effet, les organographes, surtout à la suite de GAERTNER (1788), homologuaient volontiers les plantules (embryons-mobiles) aux bourgeons axillaires (embryons-fixes). Plus récemment,

3. Comme TURPIN (1837) était un adepte de GOETHE, il établissait sans problème l'homologie entre la préfeuille et la paléa, alors que cette question a été souvent obscurcie par la suite.

Arber (1925), Troll (1937), Haines & Lye (1979), etc., ont également fait ce rapprochement, certains parlant de « cotylédons de bourgeon » pour désigner les préfeuilles.

En réalité, ces deux types de membres foliaires procèdent de deux étapes histologiques distinctes. Chez les *Magnoliopsida*, les cotylédons sont initiés sur l'anneau initial (Plantefol, 1962) de l'axe embryonnaire, dont ils sont les deux premiers membres foliaires. Leurs homologues sont les feuilles qui se succèdent sur la tige, dans les mêmes conditions, à chacun des plastochrones suivants. Quant aux préfeuilles, leur initiation ultérieure est en rapport avec celle d'un bourgeon axillaire, de sorte qu'elles procèdent conjointement des tissus de l'axe porteur et du bourgeon, avec les conséquences que cela peut comporter.

De plus et surtout, il faut bien préciser que lorsque ces homologies sont proposées pour les *Liliopsida*, elles sont rigoureusement dénuées de sens, puisqu'elles font allusion au « cotylédon » mythique des auteurs, mais non à la préfeuille réelle du bourgeon axillaire du protocorme (Fig. 1, B).

Notons que le sens premier de protophylle, qui n'était pas si mal pour désigner les cotylédons des *Magnoliopsida*, n'a pas été retenu et que l'usage a modifié protophylle en prophylle.

Bien que Turpin (1819) considérât la préfeuille des *Liliopsida* formée de deux pièces distinctes, il en donnait une excellente définition : « Ecaille ou feuille rudimentaire extérieure, interposée entre le bourgeon qui la porte et la tige de la plante à laquelle elle s'adosse ». Depuis, certains ont banalisé ce terme en l'attribuant à n'importe quelles premières feuilles réduites des rameaux. D'autres, inversement, comme Emberger (1960 : 326); Dahlgren, Clifford & Yeo (1985 : 46), etc., le restreignent aux seules bractéoles des pédicelles floraux, laissant ainsi les préfeuilles des axes feuillés dans l'anonymat. C'était aussi un peu le point de vue de Blaser (1944), pour qui les termes particuliers de *palea, perigynium*, etc., étant déjà appliqués aux préfeuilles spécialisées, celui de *prophyllum* lui paraissait superflu pour désigner la préfeuille en général, puisque celle-ci, sous ses différents aspects : « Est une feuille, rien de plus ». Pour Tomlinson (1970), la préfeuille n'est pas davantage une entité morphologique, mais il précisait que seul le premier membre foliaire du rameau a cette qualité.

Certes, la position de Blaser (1944) a le mérite d'éviter les pièges d'homologies hypothétiques. En revanche, c'est en admettant les particularités de la préfeuille que l'on peut interpréter correctement certains faits de l'organographie. La préfeuille répond à un caractère de position qui lui est propre : elle est adaxiale. C'est-à-dire que, nécessairement orientée face au bourgeon dont elle est membre, elle est adossée à l'axe porteur, ce qui implique qu'aucune feuille suivante ne peut bénéficier de cette même condition. Ceci concerne essentiellement les préfeuilles des étages végétatifs, mais non nécessairement celles des inflorescences, chez lesquelles les axes porteurs peuvent être très réduits.

— Quel est le déterminisme de la position de la préfeuille?

Il semblerait logique d'attribuer le contrôle de cette position à la feuille axillante, qui interviendrait comme si elle était elle-même la première feuille du nouveau rameau. Des auteurs, Ledin (1954), par ex., ont fait remarquer qur le primordium des bourgeons axillaires subirait davantage l'influence de la feuille sus-jacente que celle de la feuille axillante. Ces deux explications ne sont pas satisfaisantes, puisque, sur le protocorme, qui est également dépourvu de feuille axillante et de soubassement foliaire situé au-dessus, la position de la préfeuille est

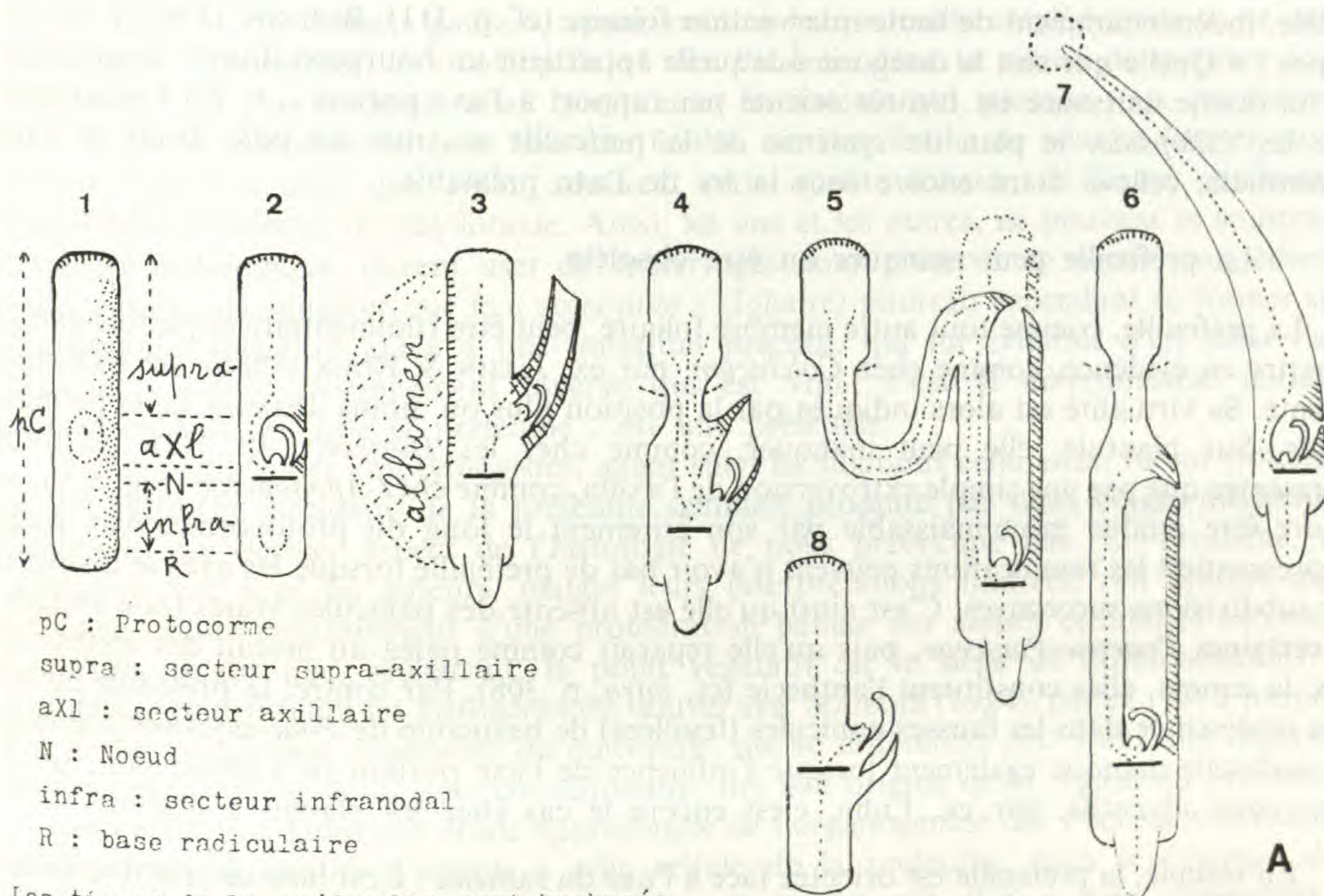






Fig. 1. — **A.** Types germinatifs (schémas) : **1**, **2**, plantule-type ; **3**, *Poa* ; **4**, *Canna* ; **5**, **6**, *Commelina* ; **7**, *Alisma* ; **8**, *Dioscorea*. On voit comment le recouvrement d'une axilla initialement isodiamétrique (2) peut diverger en préfeuille foliaire (3), ou être étirée en préfeuille adcaulinaire (5, 6) sur le front d'une axilla tubulaire. Le pointillé de 5 indique la croissance distale éventuelle de l'axilla. Dans le type Dioscorea, sans préfeuille, l'épiblaste se situe en dessous du nœud. — **B.** Passage du sens protophylle à celui de prophylle.

identique. Le déterminisme en est donc à rechercher sur l'axe préalable, protocorme ou tige feuillée, indépendamment de toute intervention foliaire (cf. p. 311). Bugnon (1967) a dit à ce propos : « Quelle que soit la catégorie à laquelle appartient un bourgeon donné, le méristème qui lui donne naissance est bientôt orienté par rapport à l'axe porteur... ». En l'occurrence, chez les *Liliopsida*, le plan de symétrie de la préfeuille se situe au pôle distal de l'aire primordiale, celle-ci étant encore sous la loi de l'axe préalable.

— La préfeuille peut manquer ou être obsolète.

La préfeuille, comme tout autre membre foliaire, peut être rudimentaire et parfois difficile à mettre en évidence, comme chez *Colchicum*, par ex. Jaehn & Roux (1986), ou réellement absente. Sa virtualité est alors indiquée par la position plus ou moins abaxiale de la première feuille. Sur plantule, elle peut manquer, comme chez les *Dioscorea* (p. 323), ou n'être représentée que par une simple extroversion de l'axilla, comme chez *Aponogeton* (Fig. 6, *9*) ; ou encore être rendue méconnaissable par son étirement le long du protocorme. Aux étages inflorescentiels les ramifications peuvent n'avoir pas de préfeuille lorsque les axes se dissocient par subdivisions successives. C'est ainsi qu'elle est absente des panicules vraies (non feuillées) de certaines *Poaceae-Paniceae*, puis qu'elle reparaît comme paléa au niveau des épillets où, avec la lemma, elles constituent l'anthécie (cf. *infra*, p. 308). Par contre, la préfeuille est très bien représentée dans les fausses panicules (feuillées) de beaucoup de *Poaceae-Andropogoneae*. La préfeuille manque également lorsque l'influence de l'axe porteur ne s'exerce plus, sur les bourgeons adventifs, par ex. Enfin, c'est encore le cas chez les plantes à cladodes, etc.

En résumé, la préfeuille est orientée face à l'axe du rameau : c'est bien un membre foliaire de ce rameau ; elle est située au secteur distal de l'aire primordiale : sa position est bien déterminée par l'axe préalable. Enfin, s'il n'y a préfeuille que lorsqu'il y a ramification, toute ramification n'a pas nécessairement une préfeuille. Ce sont ces diverses considérations préliminaires que nous allons développer, afin de démontrer que l'homologie est totale entre la préfeuille de la plantule et toutes celles qui, diversifiées ou non, se succèdent sur la plante.

I. ONTOGENÈSE DE LA PRÉFEUILLE

La première préfeuille du sporophyte est celle du bourgeon axillaire de la plantule. Bien qu'ignorée par le mythe cotylédonaire, c'est par elle que nous commencerons notre démonstration.

A. PRÉFEUILLE DE LA PLANTULE

Ebauchée dès le début de l'organogenèse, la préfeuille se différencie ensuite, soit dans la graine, soit au cours de la germination.

Histogenèse

Elle ne pose aucun problème, car tous ceux des embryologistes qui ont poursuivi leurs examens jusqu'à la formation de la plantule, ont décrit et figuré la préfeuille comme étant tout

simplement une expansion de leur « cotylédon ». En effet, selon le mythe cotylédonaire, l'idée d'une « ligule », ou d'une « gaine », appartenant à leur « feuille cotylédonaire », ne causait aucune gêne. Cependant, le « coléoptile »[4] des *Poaceae*, dont la nature de membre foliaire indépendant est plus évidente, allait questionner les auteurs qui, presque tous, persistèrent à dire : « que le coléoptile ne peut être une feuille, car une feuille ne peut se former sur une autre »! Quant à ceux qui, enfin, admirent cette qualité foliaire, ils furent confrontés à d'insolubles problèmes de phyllotaxie. Ainsi, les uns et les autres, ne pouvant se soustraire à l'évidence histologique, durent user de subterfuges pour préserver le mythe cotylédonaire. Celui, par ex., de suggérer que le « coléoptile » (foliaire) pourrait cependant se former sur le « cotylédon » (foliaire) grâce à une initiation précoce, qui lui éviterait d'en subir l'antagonisme. C'est le raisonnement inverse qui est vrai : c'est le déterminisme initial du protocorme qui fait que la préfeuille... est une préfeuille.

Enfin, certains des embryologistes, ayant suivi les filiations cellulaires, furent troublés de ce que l'ébauche circulaire de la préfeuille semblait produite par deux étages différents de l'embryon! Ce dernier aspect de l'histologie ne nous préoccupe pas. En revanche, nous constatons que tous les auteurs, malgré leurs interprétations fautives, ont montré que la préfeuille résulte constamment d'une prolifération banale des assises cellulaires externes de l'embryon, tandis que, seulement, le point végétatif est le siège de différenciations plus profondes, reconstituant les histogènes du nouvel axe. Souèges (1924), par ex., dit à propos de *Poa annua* : « La base supérieure du coléoptile, qui se différencie peu après aux dépens des cellules épidermiques de la base cotylédonaire, tire son origine de la région du proembryon correspondant... ». Dans son étude approfondie de l'organogenèse des *Poaceae*, Roth (1957) affectait bien la qualité d'*initiale* à telle cellule de la préfeuille, mais il s'agissait d'une attribution abusive. Si ce privilège cellulaire est inexistant[5], il y a bien, cependant, un déterminisme qui situe régulièrement le plan de symétrie de la préfeuille au pôle distal de primordium axillaire, ce que les anatomistes expriment en disant que la lèvre supérieure se développe plus tôt et davantage que l'inférieure. En réalité, d'une manière générale, c'est sur toute la périphérie du primordium que l'activité cellulaire des tissus superficiels du protocorme participe au recouvrement préfoliaire du point végétatif (voir *Dioscoreaceae*, p. 323).

Les nombreux travaux d'embryologie permettent les constatations suivantes :

1. Le recouvrement du bourgeon axillaire par l'expansion tissulaire du protocorme.

2. Malgré la diversité morphologique des plantules, le processus en est relativement uniforme, ainsi qu'il apparaît aux coupes sagittales, les plus couramment pratiquées par les anatomistes (Fig. 2, *1-4*). Quant aux coupes transversales, faites au niveau de l'axilla, elles sont encore plus significatives (Fig. 2, *3c, 5*); car, si elles ne mettent aucun caractère spécifique en évidence, autre que celui de la vascularisation, elles montrent le même mode de recouvrement histologique, quel que soit le taxon considéré. Mais nous allons voir que cette uniformité initiale de la préfeuille chez la plantule, se diversifie considérablement par la germination.

4. Terme généralement préféré à celui de « ligule » chez les *Poaceae*, et aussi chez d'autres groupes (Gravis, 1943, par ex.), lorsque la préfeuille est bien individualisée (voir Rejet du concept ligulaire, p. 316).

5. Le concept d'initiales foliaires est largement facilité par le simple examen de coupes fines sagittales, qui sont une représentation très imparfaite du mode de formation des membres foliaires. En ce qui concerne certains axes, la notion d'initiales peut se poser différemment. Cf. Y. Mignotte, J. Vallade & F. Bugnon, 1987. — Sur la notion de cellule initiale, Bull. Soc. Bot. France 134 : 275-282.

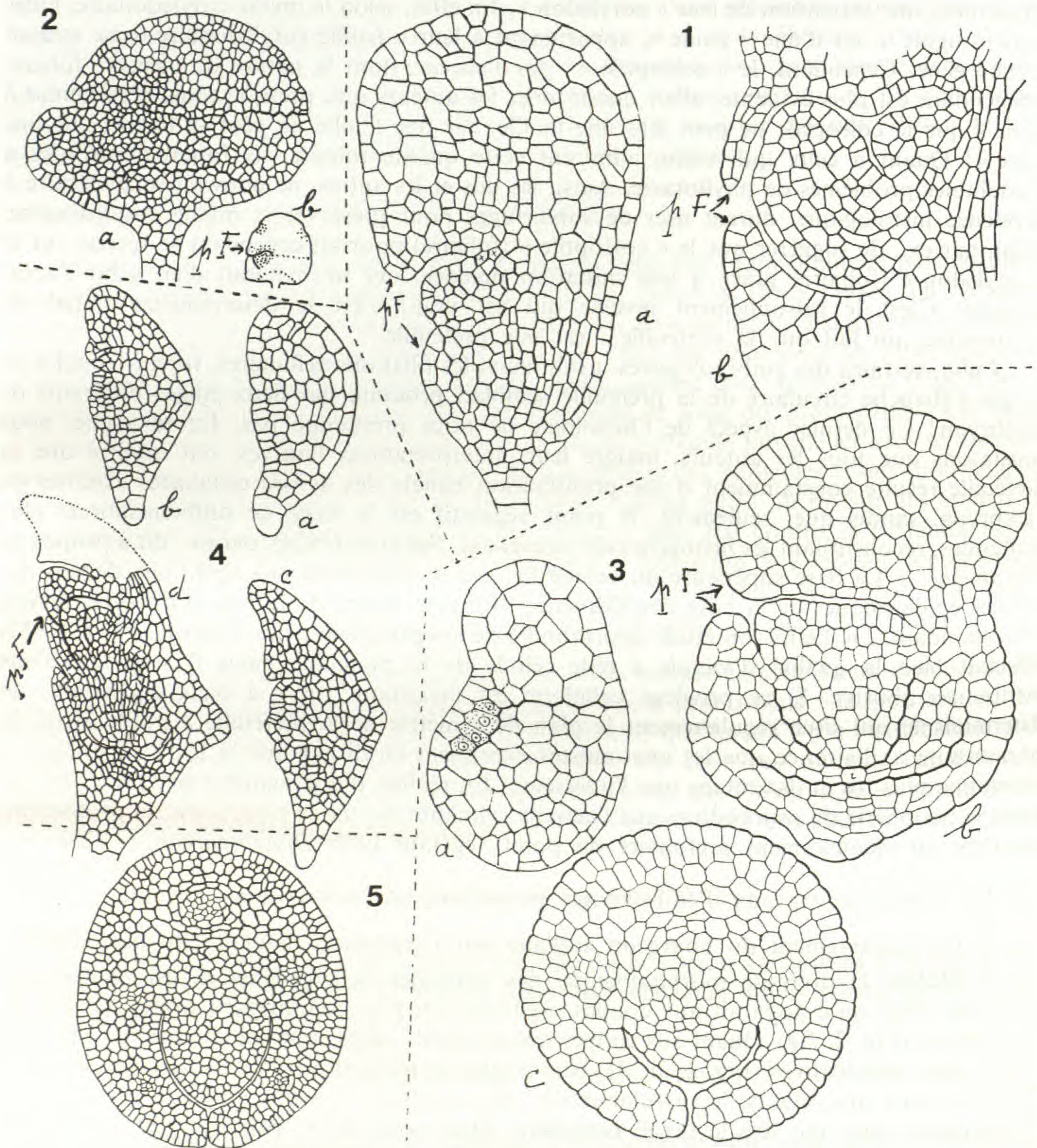


Fig. 2. — Histogenèse de la préfeuille chez la plantule : **1**, *Carex arenaria* (GUTTENBERG & SEMLOW, 1957) ; *a*, remarquer l'importance du secteur supra-axillaire ; *b*, préfeuille bien différenciée ; **2**, *Chamaerops humilis* (GUIGNARD, 1961) ; *a*, initiation latérale du bourgeon × 66 ; *b*, la préfeuille recouvre le bourgeon × 10 ; **3**, *Commelinaceae* ; *a*, *Commelina benghalensis* (LAKSHMANAN, 1978), initiation latérale du bourgeon ; *b*, *c*, *Tradescantia virginica* (GRAVIS, 1898), coupes longitudinale et transversale × 133 ; **4**, *Poa annua* (SOUÈGES, 1921), de l'embryon à la plantule ; *a* × 300 ; *b*, *c*, *d* × 164 ; **5**, *Arum italicum* (5 faisceaux, dont 2 dans la préfeuille) × 60. Remarquer la continuité histologique du protocorme et de la préfeuille.

Evolution germinative

« *On peut étudier toute l'histoire de la germination dans un petit nombre de plantes ; il suffit de bien les observer...* » (Mirbel, 1809)[6].

Faire sienne cette remarque pourrait n'être qu'un alibi, si nous ne pensions aussi, avec Boyd (1932), que les résultats déjà obtenus sur un grand nombre de plantules et germinations sont suffisamment homogènes pour qu'ils ne puissent être infirmés par quelque étude inédite. Nous n'aurions donc rien à ajouter à toutes ces descriptions, si elles n'avaient été faites dans le cadre du mythe cotylédonaire, et ne se trouvaient erronées dans leurs conclusions.

Plantules et types germinatifs (Fig. 1, A).

C'est en 1957-58*a*, que nous avons donné, d'après le modèle graminéen, la définition cohérente de la plantule des *Liliopsida*[7] : celle d'un protocorme achevé à ses deux extrémités et ramifié. C'est-à-dire que nous avons montré qu'à la croissance nulle ou limitée de la base radiculaire, relayée pas un système racinaire adventif, correspond la mutation de l'apex en organe haustorial, relayé par un bourgeon axillaire, recouvert de sa préfeuille.

Nous ne nous attarderons pas sur les formes : linéaire, contractée, droite, courbe, etc., qui n'interviennent pas sur la rigoureuse polarité axiale de la plantule, et que Martin (1946) a répertoriées. Par contre, le protocorme, ou axe primaire, partie essentielle de la plantule, permet de distinguer différentes parties, qui ne sont pas des entités, mais que nous nommons pour les seuls besoins de nos descriptions.

1. Le nœud, sur lequel se produisent l'initiation et l'exsertion du bourgeon axillaire, est notre point de référence.

2. Le secteur axillaire, situé au-dessus du nœud, comprend l'axilla[8] (côté frontal), où se trouve logé le bourgeon axillaire, et la partie axiale correspondante du protocorme (côté dorsal).

3. Le secteur supra-axillaire, compris entre l'axilla et l'apex (diversement haustorial ou chargé de réserves).

4. Le secteur infranodal, compris entre le nœud et la base radiculaire (chargé de réserves dans les plantules dites macropodes).

5. La base radiculaire.

Ce sont les allongements respectifs de ces différents secteurs qui déterminent les types germinatifs.

6. Mirbel n'en a pas moins figuré 36 plantules de *Liliopsida* dans son Mémoire de 1810.

7. Nous rappelons que l'embryon palingénétique des *Orchidaceae* n'est pas une plantule, et qu'il n'entre pas dans cette définition.

8. Ce terme évite la confusion, souvent faite, avec celui de « coléoptile » qui, selon les auteurs, désigne soit un organe : la préfeuille, soit une cavité. Mirbel (1815), à propos des *Poaceae*, avait pourtant précisé ces différents termes : coléoptile est une simple cavité du cotylédon, tandis que la piléole est la plus extérieure des feuilles, et forme un étui clos de toutes parts. Buchet (Bull. Soc. Bot. France 85 : 171-173, 1938), qui était surtout un latiniste pointilleux, avait vivement critiqué la glossologie de Mirbel ; mais, en cette même occasion, il avait montré une incompréhension totale de la plantule, supposant un ordre complètement inverse de l'organogenèse.

En ce qui concerne la préfeuille, nous dirons qu'elle est *foliaire*, ou individualisée, lorsqu'elle diverge de l'axe ; et qu'elle est *adcaulinaire*, lorsqu'elle reste dépendante de l'axe sur toute sa longueur.

Chez les graines exalbuminées (auto-embryonnaires de Smirnova, 1964), typiques des Hélobiales, et de quelques autres espèces prégermées, comme *Zostera*, par ex., c'est le protocorme de la plantule qui est chargé de réserves ; la germination peut se faire d'emblée, bien que le protocorme puisse s'allonger notablement, chez les germinations épigées, par ex. Chez les graines albuminées, les plus répandues, la plantule a un comportement variable. A l'exception des espèces prégermées, celles des *Poaceae*, par ex., les plantules de *Liliopsida* présentent une longue phase hétérotrophe qui exige que le bourgeon axillaire soit extrait de la graine, tout en restant en liaison avec l'haustorium intraséminal, d'où l'allongement variable du protocorme. C'est ce que Gatin (1905) signalait en parlant de deux phases germinatives, la première correspondant à un achèvement de la maturation [9]. Nous-même avons souligné cette particularité par l'expression de « germination à reculons » (1982 : 22). Cet allongement du protocorme peut être considérable et suppose un transfert important des réserves [10]. C'est ce processus, inexistant chez les *Magnoliopsida*, qui faisait déjà l'admiration de Sachs (1862).

A l'exception de Klebs (1881), dont la classification générale mettait de nombreux facteurs en jeu, les autres typologistes n'ont guère utilisé que deux à trois critères.

Le critère épigé/hypogé ne correspond guère à ce qu'il est chez les *Magnoliopsida*. Cependant, les germinations dites épigées, sont celles dont le protocorme, géofuge et aérien, a une fonction chlorophyllienne.

Richard (1811) distinguait les germinations admotives de celles qui sont rémotives, selon que l'allongement du protocorme est presque nul, ou que, inversement, il écarte sensiblement, et parfois considérablement, le bourgeon axillaire et la graine. Gatin (1905) et autres, à propos des Palmiers, combinaient ce critère avec celui d'une différenciation plus ou moins importante de la préfeuille. Boyd (1932), après avoir souligné la grande homogénéité fondamentale des germinations, reconnaissait cependant trois types, et proposait une classification phylogénique, selon laquelle un faible allongement du protocorme, ayant pour effet de raccourcir les trajets vasculaires, était une marque de progrès.

Nos examens seront exposés à l'inverse de l'ordre évolutif probable, c'est-à-dire que nous verrons d'abord les types les plus évolués, chez lesquels la notion de préfeuille s'impose aisément, puis nous terminerons par ceux chez lesquels la présence préfoliaire est plus difficile à admettre. Pour chaque groupe étudié nous rappellerons les principaux travaux d'embryologie, dont les résultats sont nécessaires à la compréhension des plantules.

Poaceae (Fig. 3, *2*).

Ce sont surtout les *Poaceae* qui ont alimenté les querelles entre les différentes écoles cotylédonaires. Près d'une centaine d'auteurs, depuis bientôt deux siècles, ont proposé plus d'une quinzaine d'hypothèses pour expliquer la structure d'une plante qui serait cotylédonaire, et tenter de justifier les anomalies que cet encombrant postulat implique. Toutes ces péripéties

9. Pour les espèces dont le développement séminal est précoce, nous utilisons plutôt le terme de prégermé. Cela est sans importance.

10. L'aspect physiochimique de ces transferts ne nous concerne pas.

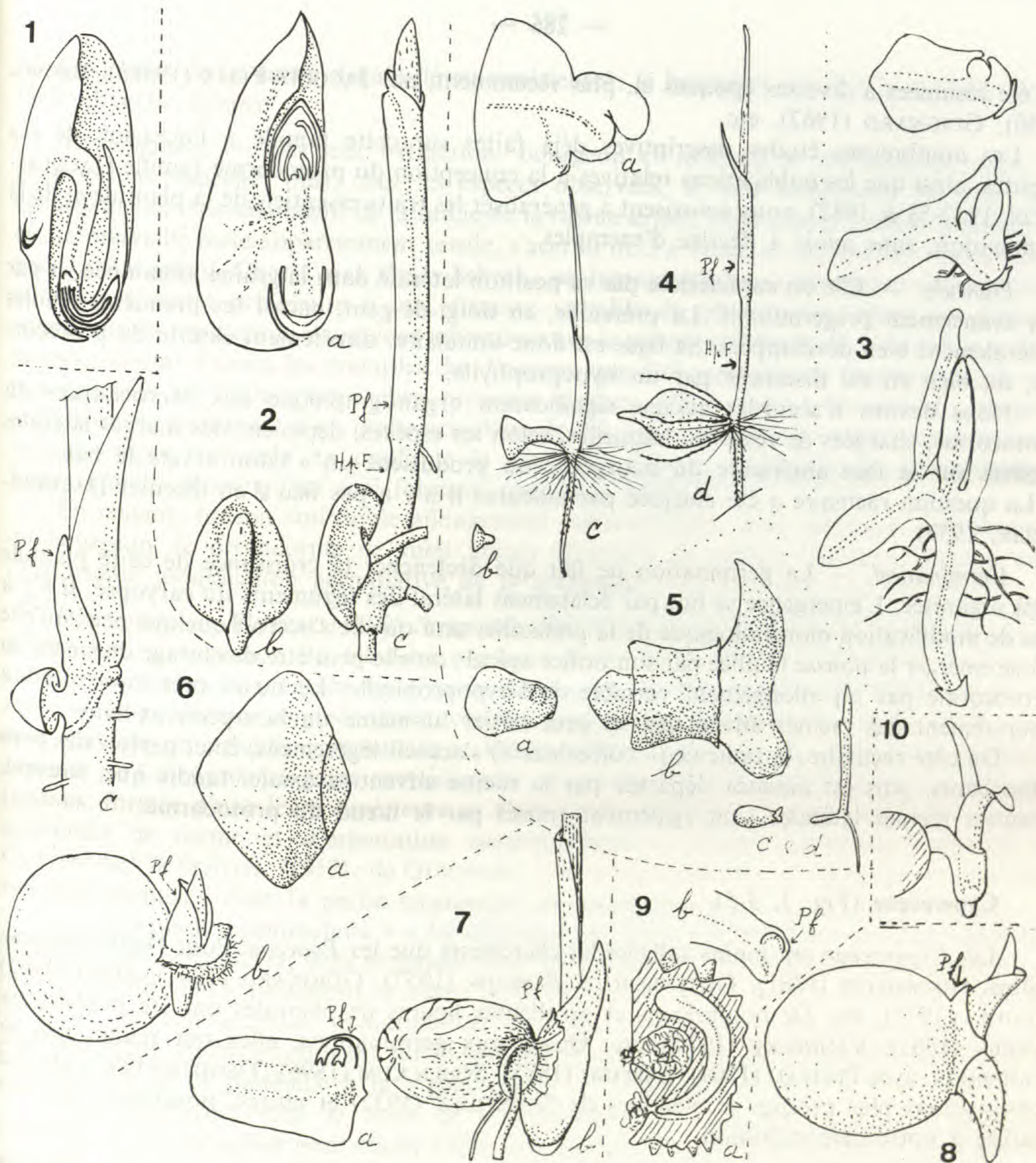


Fig. 3. — Plantules et germinations principalement admotives : **1**, *Zostera maritima*, plantule type prégermé × 26 ; **2**, *Zea mays* ; *a*, plantule type prégermé (coupe) × 4 ; *b*, plantule de face × 2 ; *c*, germination (l'émission, vers le haut, d'une racine adventive du protocorme est fréquente) × 2 ; **3**, *Carex atrata* (SCHNEIDER, 1932), évolution germinative × 40 environ ; **4**, *Scirpus lacustris* ; *a*, plantule en coupe optique × 30 ; *b*, plantule extraite de la graine × 4 ; *c, d*, germinations, c, graine enlevée, d, avec akène, hypoprophylle développé, préfeuille aciculée × 4 ; **5**, *Carex pendula* ; *a, b*, plantule et germination, gaine micropylaire conservée × 30 ; *c, d*, deux états de germination × 4 ; **6**, *Flagellaria guineensis* ; *a*, plantule, vue de profil × 30 ; *b*, graine et germination, on reconnaît la base radiculaire pilifère × 6 ; *c*, jeune plante, partie haustoriale extraite de la graine, base radiculaire réduite à une cicatrice × 6 ; **7**, *Raphia regalis* ; *a*, plantule (coupe) × 8 ; *b*, germination d'une graine, la base radiculaire est restée à l'état de disque × 2/3 ; **8**, *Culcasia striolata*, graine exalbuminée en cours de germination × 2 ; **9**, *Cyrtosperma senegalensis* ; *a*, plantule (coupe) dans la graine × 4 ; *b*, détail de la base radiculaire et du bourgeon axillaire ; **10**, *Hemerocallis fulva*, germination : préfeuille non divergente × 2.

ont été résumées à diverses époques et, plus récemment, par Jacques-Félix (1958*b*), Brown (1960), Guignard (1962), etc.

Les nombreuses études descriptives déjà faites sur cette famille à l'occasion de ces disputes, ainsi que les publications relatives à la conception du protocorme ramifié (Jacques-Félix, 1957-58 & 1982), nous autorisent à généraliser les traits essentiels de la plantule et de la germination, sans avoir à décrire d'exemples.

Plantule. — Elle est caractérisée par sa position latérale dans la graine albuminée, et par son avancement prégerminatif. La préfeuille, en doigt-de-gant, enclot les premières feuilles généralement bien développées. Sa base est donc annulaire, directement exserte du protocorme, ou bien en est distancée par un hypoprophylle.

Nous devons n'accorder aucune signification organographique aux excroissances du protocorme, chargées de réserves, lesquelles, selon les espèces, déploient des marges latérales repliées sur la face antérieure du bourgeon, ou produisent un « talon » vers le bas.

La question racinaire a été élucidée par ailleurs; il n'y a pas lieu d'en discuter (Jacques-Félix, 1957).

Germination. — La germination ne fait que déclencher la croissance de cette plantule déjà organisée. L'émergence se fait par éclatement latéral des téguments du caryopse. Il n'y a pas de modification morphologique de la préfeuille, sauf qu'elle s'accroît quelque peu; qu'elle laisse émerger la pousse feuillée par son orifice apical; qu'elle peut être davantage distancée du protocorme par un allongement variable de l'hypoprophylle. Le nœud préfoliaire produit couramment des racines adventives, et peut initier lui-même un bourgeon axillaire.

Du côté racinaire, la radicule (« coléorhize ») s'accroît légèrement, émet parfois des poils absorbants, puis est aussitôt dépassée par la racine adventive axiale, tandis que, souvent, d'autres racines latérales sont également émises par le nœud du protocorme.

Cyperaceae (Fig. 3, *3-5*).

Les *Cyperaceae* ont moins sollicité les chercheurs que les *Poaceae.* Pour l'embryogenèse, citons Hofmeister (1861), Gutenberg & Semlow (1957), Guignard (1961), Shah (1965), Juguet (1971), etc. De nombreuses et excellentes figures de plantules ont été publiées par Veken (1965), Vanhecke (1974), etc. Quant aux germinations, elles ont retenu très tôt l'attention, avec Poiteau (1809), Ebeling (1885), Schlickum (1896), Tieghem (1897), etc. Les observations plus précises et étendues de Schneider (1932) et autres, pourraient très bien suffire à notre démonstration.

Plantule. — Disons aussitôt que les particularités morpho-anatomiques, signalées dès 1892 par Didrichsen (*in* Boyd, 1932), selon lesquelles l'axe du protocorme subit des torsions, n'interviennent pas dans l'organographie. Elles ont pour résultat de rapprocher l'axilla de la base radiculaire; de les orienter vers l'embryotegium, et de permettre ainsi leur extraction simultanée, avec le moindre allongement du protocorme. Puis, elles s'effacent à la germination.

La plantule est axiale, généralement massive (type capité de Martin, 1946); l'haustorium est apical; la base est ceinturée par une gaine micropylaire (Oelschicht de Schneider, 1932), qui impose l'allongement du protocorme; l'axilla en occupe un secteur important; la préfeuille fait corps avec le protocorme, et présente généralement une dissymétrie prononcée par

prédominance de la partie distale (lèvre supérieure); le bourgeon ne montre souvent qu'une seule ébauche foliaire.

Germination. — Dès leur extraction, bourgeon et radicule se développent selon leur géotropisme respectif; puis, chez les espèces observées, la base radiculaire émet des poils absorbants, indépendamment de la saillie de la racine axiale. Chez *Carex pendula* Hudson, par ex., la préfeuille reste apparemment sessile, s'accroît de 3 à 4 mm, et la première feuille émerge par l'orifice apical. Chez *Carex flacca* Schreb., un hypoprophylle se développe simultanément et porte le nœud préfoliaire à une distance variable du protocorme. Dans ces dernières conditions, la production de racines adventives sur le nœud préfoliaire est plus précoce. Nous savons, surtout d'après les exemples des *Poaceae*, que l'allongement de l'hypoprophylle peut être fonction de l'éclairement chez certaines espèces. Chez *Scirpus lacustris* L., la gaine préfoliaire est prolongée d'un limbe aciculaire de 2 à 3 mm, ce qui a pu poser des questions à certains, alors que cela en confirme le caractère foliaire. Préfeuille et, éventuellement, hypoprophylle n'ont qu'un seul faisceau vasculaire médian.

En résumé, hormis son faible allongement supra-axillaire, juste nécessaire à l'extraction du bourgeon, le protocorme ne subit aucun étirement du secteur axillaire. Notons aussi l'importante modification germinative de la préfeuille.

Discussion. — Poiteau (1809) comparait déjà *Poaceae* et *Cyperaceae* [11], en dessinant côte à côte une germination de *Cladium mariscus* et de Maïs. Depuis, plusieurs auteurs, en homologuant ainsi la plantule des *Cyperaceae* à celle des *Poaceae*, se sont placés devant les mêmes faux problèmes cotylédonaires; certains qualifiant la préfeuille de « gaine cotylédonaire », d'autres de « feuille gemmulaire ». Veken (1965 : 288), par ex., donnait la définition suivante : « Coléoptile ou gaine cotylédonaire : partie de l'embryon enveloppant les ébauches foliaires, formée d'une lèvre supérieure et d'une lèvre inférieure, laissant entre elles un pore germinatif de forme et d'orientation caractéristiques ». C'était également l'opinion de Guttenberg & Semlow (1957); de Guignard (1961*a*) qui précisait : « coléoptile est pris dans son sens premier : c'est la partie engainante du cotylédon ».

La conception « gemmulaire » a été défendue par Boyd (1932), mais par le moyen d'une interprétation particulière, déjà proposée pour les *Poaceae*, et sur laquelle nous reviendrons (p. 317). Roth (1955) partageait ce même point de vue, et comparait une plantule à maturité de *Carex* et une plantule immature de *Triticum*, pour tenir compte du décalage du développement. Enfin, s'appuyant sur l'histologie, Juguet (1971 : 213) penchait aussi pour le rattachement de la préfeuille à la « gemmule ».

L'hypoprophylle, sous le nom de « mésocotyle » [12], a également donné bien des cauchemars. Il a été utilisé pour étayer l'idée que chacun se faisait de la préfeuille : membre ou appendice. C'est ainsi que Shah (1962) tenait ce raisonnement : « Le mésocotyle n'est ni un hypocotyle, ni un épicotyle, ni davantage un nœud ou un entrenœud, c'est un organe particulier qui a ses caractères propres ». Puis il ajoutait qu'attribuer le caractère foliaire à la préfeuille (sa « gaine cotylédonaire ») est incorrecte, car une feuille ne peut se former sur une autre feuille (son « cotylédon »)! Nous retrouvons donc la même argumentation spécieuse que pour les *Poaceae*.

11. Le rapprochement fait ici, à plusieurs reprises, entre plantules des *Poaceae* et des *Cyperaceae*, ne préjuge en rien des affinités réelles entre ces deux familles et, moins encore, de leur avancement évolutif respectif.

12. Terme employé initialement, et à meilleur escient, pour les *Gesneriaceae*.

Flagellariaceae (Fig. 3, *6*).

Les premières étapes du développement du *Flagellaria*, seul genre de cette famille, sont peu connues. SUBRAMANYAN & NARAYANA (1972) ont seulement étudié la formation du sac embryonnaire chez *F. indica* L., sans poursuivre leurs examens. Nous pouvons supposer que le type d'embryogenèse est identique à celui de familles voisines, comme les *Centrolepidaceae*, par ex. Quant à l'organogenèse, elle reste ignorée. Pour notre part, nous avons observé la plantule et la germination du *F. guineensis* Schum., espèce fort peu différente de *F. indica*.

Plantule. — La diaspore est une drupe. Même lorsque la pulpe est éliminée, rien n'indique la position de la plantule, car l'endocarpe est dépourvu d'embryotegium [13]. Ce n'est qu'après avoir enlevé soigneusement cet endocarpe, que l'emplacement de la plantule est visible vers le tiers supérieur de la graine, où elle est étroitement appliquée contre les téguments séminaux, près du funicule. La plantule a une forme lenticulaire, d'environ 1 mm de diamètre. Sur la face externe se distingue un cercle concentrique de 0,5 mm de diamètre. Une coupe longitudinale nous montre que le grand cercle correspond à la partie caulinaire, largement discoïde, et que le petit cercle est la radicule encastrée. En coupe transversale, nous reconnaissons l'existence d'un bourgeon axillaire, recouvert par les marges de la préfeuille, et aussi l'ébauche d'une racine endogène qui lui est diamétralement opposée.

Cette plantule est donc du type « embryon large » (MARTIN, 1946), que l'on connaît chez quelques autres familles alliées. Elle est caractérisée : par son faible développement relatif ; sa position périphérique ; son orientation radiale ; et surtout par son extrême contraction axiale [14]. Cependant, la plantule du *Flagellaria* répond bien à la définition de l'embryon coenogénétique, dont l'organogenèse est déjà parfaitement déterminée.

Germination. — La radicule prend une forme plus ou moins globuleuse à mesure de son émergence, et produit des poils absorbants. Ce n'est qu'après quelques jours qu'apparaît le bourgeon latéral, juste au-dessus de la radicule. La préfeuille, adossée au protocorme, a une forme triangulaire, et n'est pas nerviée. Lorsque les deux premières ébauches foliaires sont apparentes, la racine adventive émerge, généralement à l'opposé du bourgeon, mais parfois aussi en des points variables, y compris dans l'axe de la radicule. Elle atteint d'emblée un diamètre important en ré-utilisant certaines cellules de la radicule, les autres parties étant rejetées sur le côté, puis réduites à une cicatrice, seul vestige de son existence. Enfin, tige et racine s'accroissent selon leur géotropisme respectif. *La jeune plante, pour aussi longtemps qu'elle n'héberge pas de mycorhizes, ne produit aucune autre racine adventive, ni plus de trois à quatre feuilles, et ne dépasse pas 5 cm de hauteur.*

Ce processus germinatif, du type admotif, est donc très différent de celui de genres réputés apparentés : *Restio, Alexgeorgia*, et *Centrolepis*, dont le protocorme assimilateur soulève la graine au-dessus du sol (DAHLGREN & CLIFFORD, 1982 : 246).

13. Certains auteurs indiquent la présence d'un embryotegium. Pour nous, l'endocarpe est rompu irrégulièrement, et il n'y a évidemment pas de collier micropylaire.

14. Bien qu'étroitement plaquée contre les téguments séminaux, la plantule est donc bien radiale et non latérale comme le disait CLIFFORD (1970 : 31).

Musaceae (Fig. 4, *2*).

Malgré quelques différences morphologiques, les plantules des *Musaceae* et familles voisines, *Strelitziaceae, Heliconiaceae*, ont des germinations très comparables. GATIN (1908) a rapporté les excellentes études faites par WITMACK (1867), TSCHIRCH (1891), etc., sur *Ensete sp.* (= *Musa ensete* Gmel.), puis a observé lui-même plusieurs genres et espèces, dont *E. religiosum* (Dyb.) E. E. Cheesm. (= *Musa religiosa* Dybowski). Pour notre part nous avons examiné *Ensete ventricosum* (Welw.) E. E. Cheesm.

Plantule. — La graine a des téguments scléreux, épais, sauf dans la région micropylaire déprimée, perméable à l'eau, où un embryotegium facilite la germination. La plantule, courte mais robuste, est étroitement cernée, sauf à son apex haustorial, par un collier micropylaire ; la base radiculaire est tronquée ; la racine adventive axiale, et plusieurs autres latérales, sont déjà bien ébauchées.

Germination. — La robustesse de la plantule se manifeste aussitôt. La base radiculaire repousse l'embryotegium ; le protocorme ne s'allonge guère, mais il s'épaissit et prend un aspect tubériforme. L'axilla ne subit donc pas d'allongement particulier ; ses marges divergent pour produire une préfeuille engainante, sensiblement perpendiculaire au protocorme. La première feuille, abaxiale, émerge par l'orifice apical.

L'enracinement est très rapide : la base radiculaire ne produit pas de poils absorbants, mais l'adventive axiale émerge aussitôt, et, peu après, les latérales, en nombre indéterminé (5-7), saillent à leur tour.

Asparagaceae (Fig. 4, *3*).

Ce sont surtout les organes chlorophylliens (cladodes) de cette famille homogène qui ont retenu l'attention. Cependant, les premières étapes du développement ont été étudiées par plusieurs auteurs, surtout chez *Asparagus officinalis* L. : l'embryogenèse par LONGEVIALLE (1973) ; la plantule et la germination par MIRBEL (1809) ; EVANS, 1909, cité par BOYD (1932), qui a également étudié quelques autres espèces ; puis ROBBINS & BORTHWICK (1925) ; enfin, c'est MULLENDORE (1935) qui en a fait l'examen le plus complet.

Plantule. — La plantule occupe la partie médiane de la graine albuminée. Elle est cylindracée, légèrement courbe au sommet ; l'axilla se situe près de la base radiculaire tronquée. Le protocorme est parcouru par trois à quatre faisceaux vasculaires.

Germination. — Après s'être allongé de quelques millimètres, le protocorme se courbe brusquement en crochet au niveau supérieur du secteur axillaire. Celui-ci s'allonge sensiblement et s'épaissit, tandis que la préfeuille diverge modérément par ses marges et par sa partie distale, parfois partiellement vascularisée par entraînement (Fig. 13). L'axilla est donc largement ouverte. Le bourgeon produit immédiatement une première feuille rudimentaire de ± 4 mm, que MIRBEL (1809) considérait comme étant cotylédonaire. Le second entrenœud et les suivants sont, inversement, très allongés, mais ceci ne nous concerne plus. Par contre, l'établissement du futur complexe rhizomatique est très favorable à notre démonstration. Le

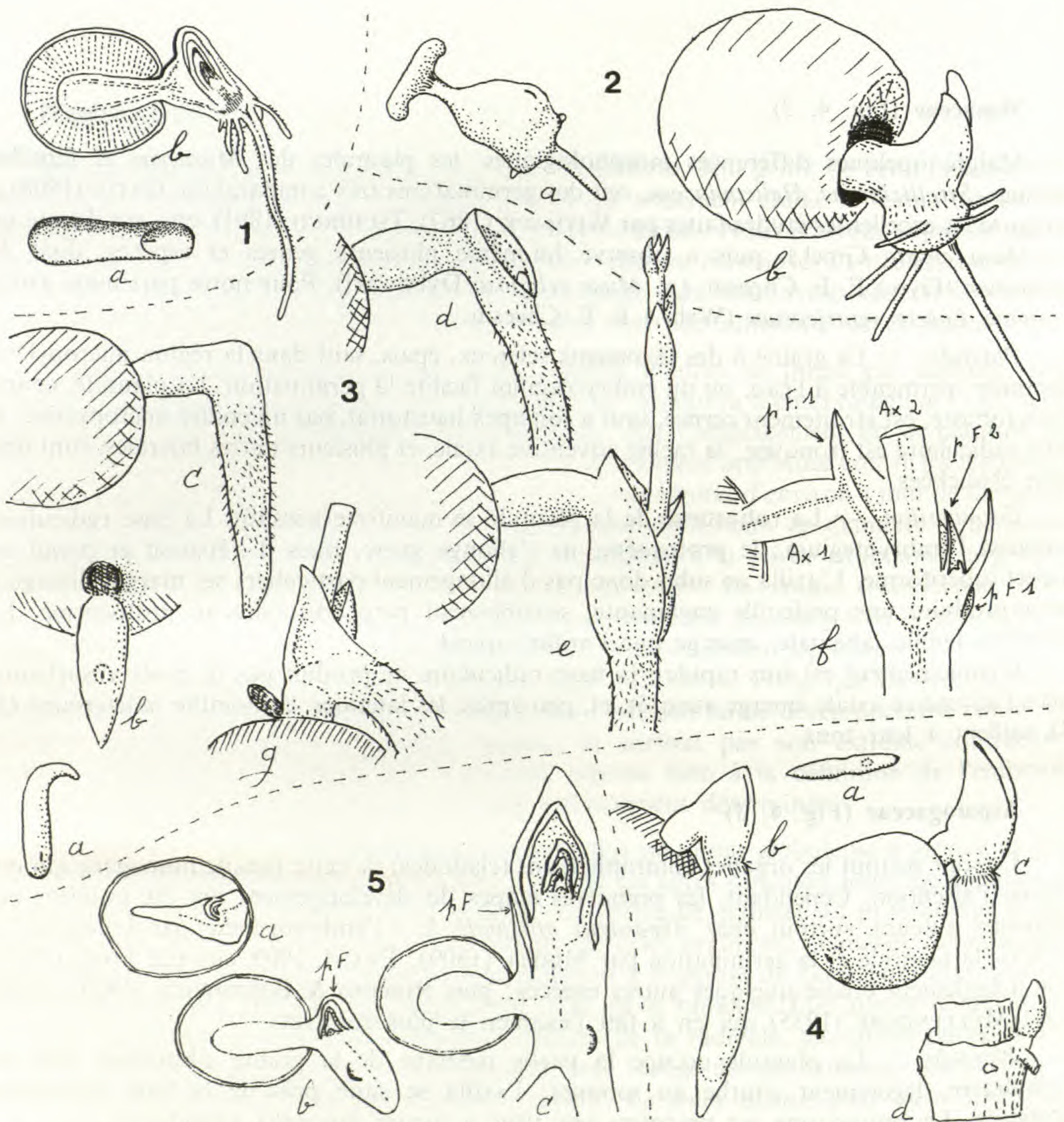


Fig. 4. — Germinations, principalement du type Canna : 1, *Canna sp.*; *a*, plantule (Jussieu, 1839) × 4 ; *b*, germination en coupe (Richard, 1811), périsperme figuré par des hachures radiales × 3 ; 2, *Ensete sp.*; *a*, plantule en germination extraite de la graine × 2 ; *b*, graine en germination × 2 ; 3, *Asparagus officinalis* (tout × 6) ; *a*, plantule ; *b*, émergence par soulèvement de l'embryotegium, axilla vue de face ; *c*, courbure géopète des secteurs axillaire et infranodal ; *d*, ouverture de l'axilla ; *e*, développement du bourgeon ; *f*, coupe de e : le premier bourgeon axillaire amorce la formation du rhizome, sa propre préfeuille est une répétition de celle de la plantule ; *g*, autre forme de germination. Selon d'autres germinations (Fig. 10, *2a'*) la partie foliaire de la préfeuille peut être plus développée que celles figurées ici ; 4, *Convallaria maialis* (tout × 6) ; *a*, plantule ; *b, c*, germinations avec préfeuille partiellement libre ; *d*, bourgeon axillaire de rhizome comparable à celui de la plantule ; 5, *Bilbergia zebrina* (Boyd, 1932), série germinative (coupe) ; *a*, plantule dans la graine ; *b*, germination, préfeuille peu développée ; *c*, germination plus avancée, première feuille vascularisée.

bourgeon, initié à l'aisselle de la première feuille, évolue aussitôt, de sorte que sa propre préfeuille se situe au même niveau que celle du protocorme, et en est ainsi la réplique exacte.

Après que la base radiculaire ait repoussé l'embryotegium extra-micropylaire, elle se couvre immédiatement de poils absorbants, puis elle est dépassée par la racine endogène. Comme l'ont indiqué les auteurs, il n'y a pas d'autres adventives issues du protocorme ; ce sont les axes successifs du complexe rhizomatique qui fournissent l'appareil racinaire.

Commelinaceae (Fig. 5, *1-4*).

Leur développement a toujours intrigué les auteurs depuis MIRBEL (1810 : p. 19), qui a étudié *Commelina tuberosa* L. Dès 1878, SOLMS-LAUBACH a donné d'emblée une excellente description du *Tradescantia virginica* L., espèce qui allait être le sujet d'un important mémoire de GRAVIS (1898). Puis, HANSTEIN (1870), EBELING (1885), SARGANT & ARBER (1915), BOYD (1932), SOUÈGES (1958), MAHESHWARI & BALDEV (1958), CHIKKANNAIAH (1963), LAKSHMANAN (1978), YAMASHITA (1983), etc., ont étudié l'embryogenèse et le développement de diverses espèces, surtout de *Commelina*. Pour notre part, nous avons insisté sur la germination de *Commelina communis* L.

Plantule. — La compréhension de ce type de germination exige, plus que tous autres, de connaître les premières étapes de l'organogenèse. La plantule, à l'exception de l'apex haustorial en contact avec l'albumen, est étroitement ceinturée par un collier micropylaire, tandis que, du côté radiculaire, un embryotegium facilite la germination. (Ces particularités on été étudiées par GROOTJEN & BOUNAN, en 1981, sur *Stanfieldiella imperforata* (C. B. Clarke) Bren.). La plantule est claviforme, trapue, longue de 1,2 mm, et montre à peine l'orifice préfoliaire, situé assez haut sous l'haustorium. Une coupe sagittale montre que le bourgeon (apex et première ébauche foliaire) occupe une position presque centrale, ce qui faisait croire à SOLMS-LAUBACH (1878) que la « gemmule » était terminale. Il nous suffit de revenir aux études embryologiques précitées, y compris celle de SOLMS-LAUBACH lui-même, pour constater que le bourgeon axillaire est bien organiquement latéral, comme chez toutes les plantules de *Liliopsida*. Le protocorme est parcouru par deux faisceaux vasculaires, dont la jonction sur le nœud indique ce que sera le mode de vascularisation des axes feuillés chez les *Commelinaceae* en général.

L'appareil racinaire est déjà bien développé : une base radiculaire importante, cinq racines adventives, dont une axiale et quatre latérales.

Germination. — Le protocorme s'accroît d'abord sans tropisme précis, puis il s'infléchit brusquement vers le bas, au niveau distal du secteur axillaire qui s'allonge et s'épaissit sensiblement pour devenir tubulaire. Enfin, le secteur infranodal et la base radiculaire poursuivent leur croissance géopète, tandis que le secteur axillaire a une croissance géofuge. De sorte que, si nous prenons l'exemple d'une graine solidement ancrée au substrat, cette croissance bipolaire a pour effet d'enterrer plus profondément la base radiculaire et, inversement, de porter la partie distale du secteur axillaire hors du sol, en entraînant le secteur supra-axillaire, dont l'allongement, passif et à contre-sens, « va du même pas » (BOYD, 1932). La suite du développement est normale : le secteur supra-axillaire reste grêle, il peut atteindre jusqu'à 6 cm sur les germinations dont la graine a été profondément enterrée, ou n'ayant reçu

qu'un éclairage réduit [15]; le bourgeon s'accroît à l'intérieur de l'axilla avant d'émerger par l'orifice apical. Toutefois, fréquemment, la croissance géofuge de l'axilla s'accentue et diverge au-delà du point de courbure en entraînant l'un des deux faisceaux vasculaires jusqu'à l'apex.

Le secteur infranodal est lui-même de longueur variable, selon les conditions de germination, et persiste sur la plante adulte. La base radiculaire s'épanouit en une élégante collerette pourvue de poils absorbants; elle est dépassée par la racine adventive axiale, tandis que les quatre racines adventives latérales émergent à leur tour.

Les descriptions habituelles de ce type de germination montrent les inconséquences du mythe cotylédonaire. L'axilla tubulaire est qualifiée de « gaine cotylédonaire », quand ce n'est pas de « cotylédon »; le secteur supra-axillaire devenant alors un simple « stipe » de raccordement avec l'haustorium; la partie préfoliaire libre serait une « ligule », ou, pour GRAVIS (1943) par ex., un « coléoptile », etc. Pour nous, malgré ces modifications spectaculaires, c'est le protocorme qui s'étend de l'haustorium à la base radiculaire, et qui produit un bourgeon latéral.

Araceae.

Cette famille est très hétérogène, y compris par son embryogenèse et par ses plantules, dont le type varie selon que les fruits, drupacés ou bacciformes, ont des graines albuminées ou non. Les premières études ont débuté avec MIRBEL (1810) et se sont poursuivies, assez nombreuses, jusqu'à nos jours. GATIN (1921) avait commencé une étude plus générale, qui est restée inachevée et a souffert d'une publication posthume [16]. En raison de cette complexité nous ne reprenons donc pas l'examen de cette famille et ne figurons que trois types de plantule (Fig. 3, *8, 9*; 5, *5*). Nous ajoutons les *Culcasia* à la liste des espèces à plantule chlorophyllienne (YAKOVLEV & ZHUKOVA, 1980).

Arecaceae (Fig. 3, *7*; 6, *1-3*).

La germination des Palmiers a fait l'objet de nombreuses observations, dont les premières, selon l'historique de GATIN (1905), sont très anciennes. Par contre, les études d'embryogenèse, qui nous permettent de mieux comprendre la structure des plantules, sont beaucoup plus récentes. Elles sont dues surtout à l'école indienne : RAO (1959), BIRADAR & MAHABALE (1968), KALKARNI & MAHABALE (1974), etc.; mais aussi à GUIGNARD (1961*b*), ROBERTSON (1976), HACCIUS & PHILIP (1979), etc.

Germination. — La typologie, établie principalement par MARTIUS (1823-1850) [17], GATIN (1905), etc., d'après la diversité des modes germinatifs, a été conservée par TOMLINSON (1960), VALLADE (1966), etc. Elle convient parfaitement à nos préoccupations, et nous permet de généraliser. Nous dirons seulement préfeuille quand les auteurs disaient « ligule ».

1. Type admotif-préfolié. — L'allongement du protocorme se limite à l'extraction de la base radiculaire et de l'axilla. Un bourrelet supra-axillaire fixe la plantule à la graine, sans

15. Les plantes ainsi obtenues ont des difficultés à reprendre leur croissance, les feuilles ne parvenant pas à se dégager.
16. Ch.-L. GATIN (1877-1916).
17. Il convient de rappeler la contribution de Hugo von MOHL à la partie anatomique de l'œuvre de MARTIUS.

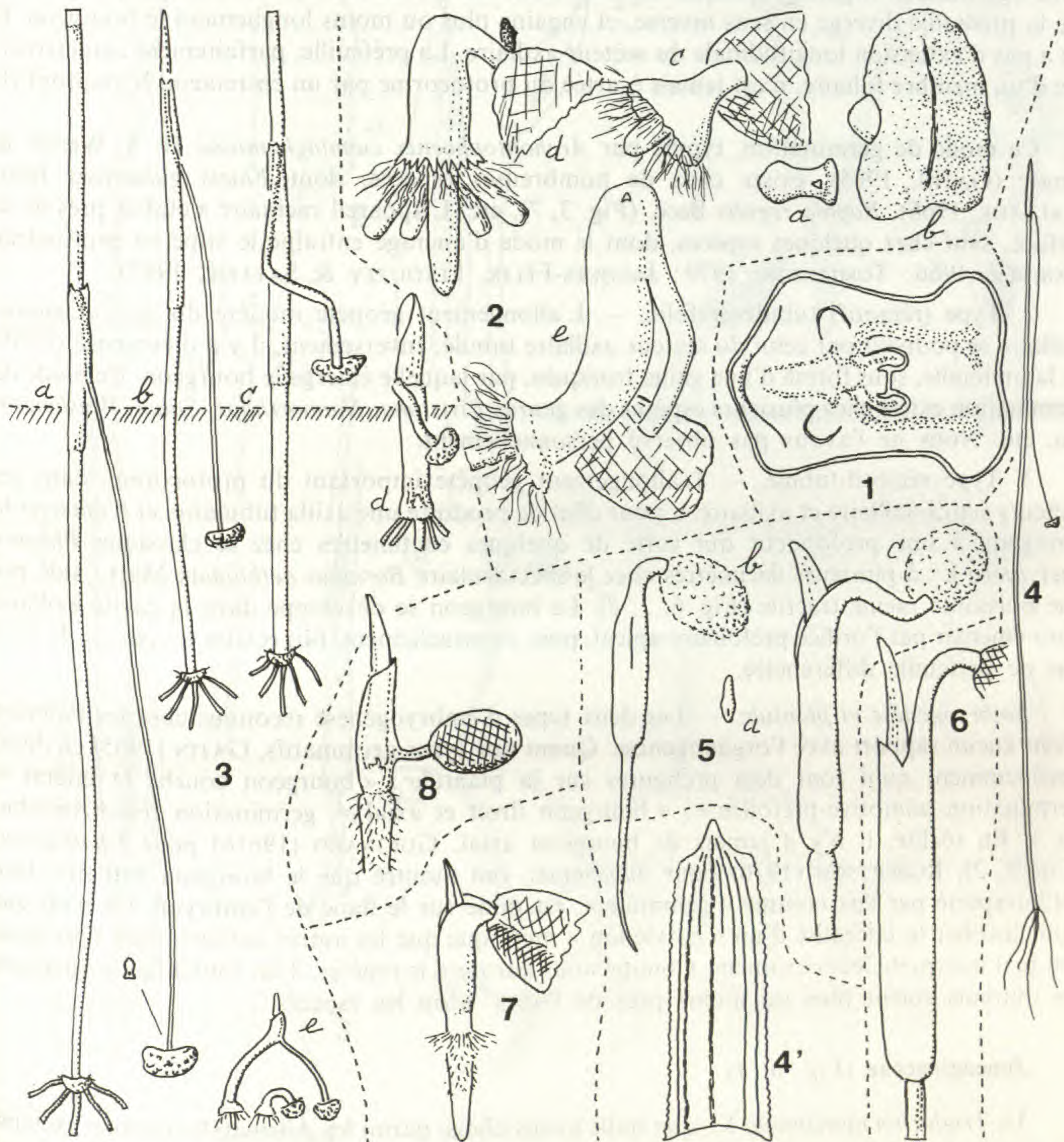


Fig. 5. — Plantules et germinations du type Commelina : **1**, *Commelina forskalaei*, coupe (non exactement sagittale) de plantule (MAHESWARI & BALDEV, 1958) × 40; **2**, *C. communis* (tout × 8); *a*, plantule; *b*, graine sur le point de germer; *c, d, e*, états successifs de germination; **3**, *C. communis* (tout × 2), germinations selon l'étiolement; *a*, semé à 5 cm de profondeur; *b*, à 1 cm; *c*, graine hors du sol; *d*, soumise à un meilleur éclairement; *e*, mécanisme du développement (schéma); **4**, *Tradescantia*, germination avec allongement considérable du secteur infranodal × 2/3 (GRAVIS, 1898); **4'**, préfeuille sur axe feuillé, étalée × 2; **5**, *Arum italicum* (tout × 3); *a*, plantule; *b, c*, deux états de germination; **6**, *Narcissus pseudo-narcissus*, germination × 2; **7**, *Hosta glauca*, germination, la première feuille sera immédiatement pétiolée × 4; **8**, *Chlorophytum comosum*, germination × 4; lorsque la graine est plus profondément enterrée, les secteurs supra- et infra-axillaires sont beaucoup plus allongés.

autre signification organographique. La base radiculaire s'accroît dans le sens géopète, tandis que la préfeuille diverge en sens inverse, et engaine plus ou moins longuement le bourgeon. Il n'y a pas d'extension longitudinale du secteur axillaire. La préfeuille, parfaitement caractéristique d'un membre foliaire, n'est jamais écartée du protocorme par un entrenœud hypoprophylle.

Ce mode de germination, typifié par *Archontophoenix cunninghamiana* H. A. Wendl. & Drude (GATIN, 1905), existe chez de nombreuses espèces, dont *Elaeis guineensis* Jacq. (VALLADE, 1966), *Raphia regalis* Becc. (Fig. 3, *7*), etc. L'appareil racinaire s'établit près de la surface, sauf chez quelques espèces, dont le mode d'ancrage entraîne le stipe en profondeur (CORNER, 1966; TOMLINSON, 1979; JACQUES-FÉLIX, LETOUZEY & SATABIÉ, 1982).

2. Type (rémotif) tubulé-préfolié. — L'allongement géopète modéré du secteur supra-axillaire se poursuit par celui du secteur axillaire tubulé. Inversement, il y a divergence distale de la préfeuille, sous forme d'une gaine tronquée, par laquelle émerge le bourgeon. Ce mode de germination existe chez plusieurs espèces des genres *Livistona, Nannorrhops, Sabal, Washingtonia*, etc. Nous ne l'avons pas observé personnellement.

3. Type rémotif-tubulé. — L'allongement géopète important du protocorme, dans ses secteurs supra-axillaire et axillaire, a pour effet de produire une axilla tubulaire, et d'enterrer le bourgeon à une profondeur qui varie de quelques centimètres chez le classique *Phoenix dactylifera* L., à plusieurs décimètres chez le spectaculaire *Borassus aethiopum* Mart., aidé par une puissante racine tractile (Fig. 6, *1, 2*). Le bourgeon se développe dans la cavité axillaire pour émerger par l'orifice préfoliaire apical, puis, éventuellement, fait éclater les parois. Il n'y a pas de préfeuille différenciée.

Embryogenèse et plantule. — Les deux types d'embryogenèse reconnus chez les Palmiers n'ont aucun rapport avec l'organogenèse. Quant aux types germinatifs, GATIN (1905) en disait pertinemment qu'il sont déjà préfigurés sur la plantule : « bourgeon courbe et latéral = germination admotive-préfoliée »; « bourgeon droit et axial = germination rémotive-tubulée ». En réalité, il n'y a jamais de bourgeon axial. GUIGNARD (1961*b*) pour *Chamaerops* (Fig. 2, *2*), ROBERTSON (1976) pour *Jubaeopsis*, ont montré que le bourgeon axillaire, bien qu'interprété par eux comme « gemmule », est initié sur le flanc de l'embryon. Ce n'est que pour justifier la latéralité d'un « cotylédon » mythique que les autres auteurs, cités plus haut, ont mal interprété leurs examens. Comme nous aurons à le répéter, il est tout à fait normal que les initiums soient plus ou moins près de l'apex selon les espèces.

Juncaginaceae (Fig. 6, *4*).

Le *Triglochin maritimum* L., que nous avons choisi parmi les Alismatales comme exemple de germination épigée, a été l'objet d'observations de JUSSIEU (1839), SCHLICKUM (1896), BOYD (1932), etc. Pour leur part, GUTTENBERG (1960), YAMASHITA (1970), ont surtout insisté sur la rhizogenèse [18].

La graine est exalbuminée et la plantule linéaire. Le protocorme, de structure simple, n'a qu'un seul faisceau vasculaire; l'axilla est basale.

18. Nous ne citons pas quelques autres études portant sur diverses Fluviales, qui n'ajouteraient rien à notre démonstration.

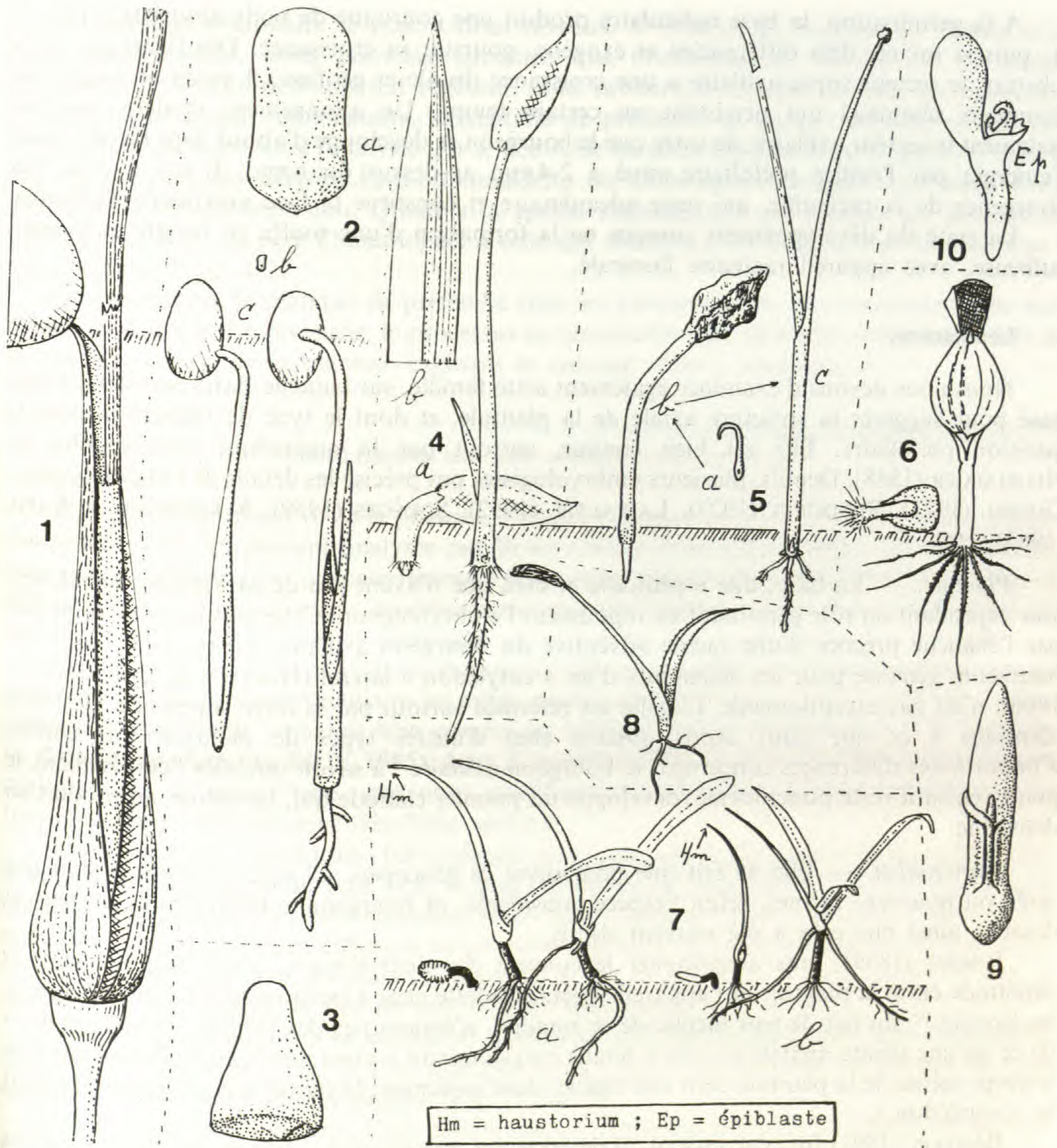


Fig. 6. — Plantules et germinations de Palmiers et du type Alisma : **1**, *Borassus aethiopum* × 2/3 ; **2**, *Phoenix canariensis* ; *a*, plantule × 8 ; *b*, *c*, plantule et deux états de germination × 2/3 ; **3**, *Chamaerops excelsa*, plantule × 12 ; **4**, *Triglochin maritimum* ; *a*, deux états de germination × 4 ; *b*, préfeuille de bourgeon axillaire × 2 ; **5**, *Allium porrum* ; *a*, plantule extraite de la graine et germination × 4 ; *c*, germination plus avancée × 1 ; **6**, *Costus speciosus* (BOYD, 1932), deux états de germination, secteur supra-axillaire laminé × 2,5 ; **7**, Alismatales (KAUL, 1978) ; *a*, *Limnocharis flava*, racine adventive tardivement suppléée par adventives du bourgeon × 3 ; *b*, *Alisma subcordatum*, base radiculaire pilifère sans racine adventive du protocorme, les premières racines sont celles du bourgeon × 1,5 ; **8**, *Agave americana* (TROLL, 1962) ; **9**, *Aponogeton distachyum* (DUTAILLY, 1875), montrant la préfeuille adcaulinaire ouverte en fenêtre ; **10**, *Tamus communis* (imité de BURKILL, 1949) ; plantule sans préfeuille, avec épiblaste × 10.

A la germination, la base radiculaire produit une couronne de poils absorbants (Fig. 9, *8*) ; puis la racine, déjà différenciée et exogène, poursuit sa croissance. Dès l'ancrage sur le substrat, le secteur supra-axillaire a une croissance distale et géofuge, il verdit et soulève les téguments séminaux qui persistent un certain temps. Un allongement modéré concerne également le secteur axillaire, de sorte que le bourgeon se développe d'abord dans l'axilla avant d'émerger par l'orifice préfoliaire situé à 2-4 mm au-dessus du nœud. Il n'y a donc pas divergence de la préfeuille, qui reste adcaulinaire et constitue la face antérieure de l'axilla.

La suite du développement consiste en la formation d'une touffe en rosette et à demi-bulbeuse, avec appareil racinaire fasciculé.

Lemnaceae.

Nous nous devons d'examiner également cette famille, sur laquelle BAILLON (1891) s'était basé pour suggérer la structure axiale de la plantule, et dont le type de végétation pose la question préfoliaire. Elle est bien connue, surtout par la magnifique monographie de HEGELMAIER (1868). Depuis, plusieurs embryologistes ont précisé les détails de l'organogenèse : GOEBEL (1921), BLODGETT (1923), LAWALRÉE (1952), SOUÈGES (1959), MAHESWARI & KAPIL (1963), etc.

Plantule. — La base, dite « pédicelle », bien que n'ayant pas de caractères radiculaires, joue cependant un rôle germinatif en repoussant l'embryotegium. Cette carence est compensée par l'ébauche précoce d'une racine adventive du bourgeon axillaire. La position basale du bourgeon, gênante pour les défenseurs d'un « cotylédon » latéral (HACCIUS & LAKSHMANAN, 1966), n'est pas exceptionnelle. L'axilla est refermée surtout par la lèvre supérieure, de façon identique à ce que nous avons observé chez d'autres types de plantule. Par contre, d'importantes différences concernent le bourgeon axillaire : à savoir que, dès l'état séminal, le point végétatif reste punctiforme, développe un premier cladode qui, lui-même, en produit un deuxième.

Germination. — Elle ne fait que poursuivre ce processus. Chaque cladode produit une seule ou plusieurs racines, selon l'espèce considérée, et bourgeonne latéralement de part et d'autre, ainsi que cela a été souvent décrit.

JUSSIEU (1839), sans abandonner le concept du « cotylédon », avait déjà pressenti la similitude entre la plantule et l'appareil végétatif adulte chez *Lemna trisulca* L. Il estimait que les frondes [19], du fait de leur faculté de se ramifier, n'étaient pas des feuilles ; s'étonnant alors de ce qu'une plante aphylle ait une « feuille cotylédonaire » aussi développée, il suggérait que le corps même de la plantule était une tigelle, dont seulement la partie engainante représentait le « cotylédon ».

BAILLON (1891) fut plus radical. Il déduisit des ramifications répétées du *Wolffia arrhiza* (L.) Wim., que la plantule (embryon) est elle-même un axe, dont le point végétatif est un rameau. Enfin, LAWALRÉE (1952) fit également ce rapprochement : « La constitution de l'embryon adulte de *Lemna minor* est tout à fait celle d'une fronde végétative de *Wolffia arrhiza* (L.) Wim... ».

19. L'habitude a été prise d'appeler « fronde » l'appareil chlorophyllien des *Lemnaceae*. Le terme de cladode me paraît mieux correspondre à la réalité.

La question préfoliaire se pose à deux niveaux. 1° A celui de la plantule, formée d'un protocorme évident, nous pouvons admettre que l'occlusion de l'axilla est de nature préfoliaire. 2° A celui de l'appareil végétatif, nous savons que chaque cladode est constitué : a) d'une partie axiale rudimentaire, susceptible de produire, de part et d'autre, un cladode dérivé ; b) d'une expansion foliarisée qui se dédouble en deux feuillets entre lesquels se situe la base de ces cladodes dérivés. Peut-on considérer cet emboîtement comme équivalent d'une préfeuille ? Probablement non. Quant à la spathe rudimentaire qui entoure les deux fleurs terminales, ♀ & ♂, on peut l'homologuer à celle des *Araceae*, c'est-à-dire à une bractée, non à une préfeuille[20] (p. 322).

En conclusion, le manque de préfeuille chez les *Lemnaceae* est une conséquence de leur réduction générale. En revanche, le processus de ramification des cladodes reste un bon test de la structure axiale de la plantule excluant le concept d'un « cotylédon ».

Conclusions sur les formes germinatives

L'évolution germinative de la plantule, surtout en rapport avec le mode de vie des espèces concernées, a été amplement analysée par Boyd (1932). Pour notre propos sur la préfeuille, nous avons constaté que le recouvrement, relativement simple et peu varié de l'axilla chez la plantule, subit d'importantes modifications morphologiques, dues aux corrélations de croissance entre protocorme et préfeuille.

En conséquence, nous plaçons les *Poaceae* en tête de la lignée évolutive de ces rapports, en raison de ce que le secteur axillaire ne subit aucun allongement, et que la préfeuille, même lorsqu'elle reste sessile, apparaît bien comme un membre foliaire du bourgeon. Les plantules de *Zosteraceae* (Jacques-Félix, 1985), dont *Z. maritima* (Fig. 3, *1*), et de *Cymodoceaceae* sont également de ce même type, que nous qualifions de type Poa. Il faut ajouter que ces transformations interviennent dès l'état séminal.

Les *Cyperaceae*, que Klebs (1881) plaçait, non sans raison, dans une section particulière, se situent à la charnière du type Poa, le plus évolué, et de ceux qui le sont moins, de sorte qu'elles interviennent fort heureusement dans notre démonstration. En effet, alors que la plantule, massive et souvent difforme, ne prédispose guère à la reconnaissance d'une préfeuille, celle-ci se révèle remarquablement à la germination ; et, de plus, par ses larges rapports avec le protocorme, elle impose le fait de son origine histologique.

Nous avons ensuite des germinations admotives avec préfeuille foliaire peu développée, telle celle de *Flagellaria* (Fig. 3, *6*) et quelques autres, que nous pouvons rapprocher du type admotif-préfolié de certains Palmiers (Fig. 3, *7*).

Les germinations suivantes, dont *Ensete* nous a fourni un exemple, se rapportent au type C de Boyd. Après allongement modéré du secteur supra-axillaire, il y a brusque manifestation des géotropismes inverses du bourgeon préfolié et de la base radiculaire. L'axilla s'accroît dans ses différentes dimensions, sans étirement longitudinal, de sorte que la préfeuille, bien que sessile et largement adhérente au protocorme par sa base annulaire, apparaît bien comme un membre foliaire du bourgeon qu'elle engaine. De nombreuses espèces se rapportent à ce type germinatif, surtout chez les Scitaminales (*Costus* excepté), dont *Canna*, souvent étudié depuis

20. Homologie très raisonnable quand on sait l'apparentement entre ces deux familles (Guignard, 1963 ; Dahlgren, Clifford & Yeo, 1985 ; etc.).

GAERTNER (1788), que nous prenons pour Type. De manière générale, le protocorme est robuste; la vascularisation est assurée par entraînement des faisceaux, subdivisés ou non, du protocorme.

La germination d'*Asparagus officinalis*, que BOYD plaçait dans son type B, en raison de ce que la préfeuille (sa « ligule ») est moins bien définie et non vascularisée (nous avons vu qu'elle pouvait l'être par entraînement), préfigure celles dont le bourgeon est variablement écarté de la graine, soit par allongement du secteur supra-axillaire, soit par celui du secteur axillaire, soit encore par les deux. En effet, nous avons noté chez cette espèce : a) qu'il y avait concuremment extension proximale du secteur axillaire et divergence distale de la préfeuille; b) que les rapports entre ces deux parties étaient fluctuants. Dans le cas d'*Asparagus*, l'axilla est entièrement ouverte, mais chez d'autres espèces, comme *Convallaria maialis*, par ex. (Fig. 4, *4*), soigneusement décrit par IRMISH (1856), l'axilla n'est ouverte que dans sa partie distale.

Les germinations variées de *Commelinaceae* accentuent ces différentes structures : a) Chez celle de *Tradescantia virginica*, dont GRAVIS (1898) a fait une étude exhaustive, la divergence distale de l'axilla est importante, sans allongement notable de la partie proximale (ne pas confondre avec le secteur infranodal dont la croissance peut être considérable au gré de l'étiolement, Fig. 5, *4*). b) Chez *Commelina*, que nous avons vu en détail, la divergence distale est variable au gré des conditions de culture, tandis que l'allongement proximal est toujours important. c) Enfin, chez *Tinantia*, par ex., la divergence distale est pratiquement nulle, de sorte que le secteur axillaire est exclusivement tubulaire.

Nous retrouvons la première structure chez *Chlorophytum*, par ex., dont la divergence de la préfeuille s'effectue comme chez les germinations admotives, sauf qu'elle n'est pas vascularisée, et que le secteur supra-axillaire reste grêle, et a la faculté de s'allonger sous étiolement (Fig. 5, *8*). Rarement on peut observer une faible croissance proximale de l'axilla, avec entraînement du faisceau axillaire, ce qui annonce les formes suivantes.

Le type de croissance bipolaire de *Commelina* s'observe chez toutes les espèces dont les auteurs disent qu'elles sont pourvues d'une « gaine inférieure » et d'une « gaine supérieure », ou d'un « ochréa », etc. Nous l'avons cité pour plusieurs palmiers (p. 294) sous le nom de germination tubulée-préfoliée; il s'observe chez *Merendera, Wachendorfia*, etc.

Enfin, les formes germinatives chez lesquelles le secteur axillaire est essentiellement tubulaire et la divergence foliaire nulle ou négligeable, sont partagées par un grand nombre d'espèces. Pour la plupart d'entre elles, le secteur supra-axillaire passe progressivement à l'axilla tubulaire, sans qu'il y ait courbure ni brusque changement de diamètre. Certaines espèces sont peu endogées et les deux secteurs distaux restent assez courts, comme chez *Hosta* (Fig. 5, *7*), *Hemerocallis* (Fig. 3, *10*), par ex., etc. En revanche, les deux secteurs des espèces profondément enterrées sont plus allongés et réagissent ensemble au géotropisme positif, comme *Arum, Narcissus* (Fig. 5, *5, 6*), par ex., etc.

En raison de ce que ces différentes modalités sont représentées chez les *Commelinaceae*, nous les groupons sous le type Commelina. Elles permettent de suivre tous les états allant de la préfeuille foliaire à la préfeuille adcaulinaire. Celle-ci résulte de ce que *l'axilla, qui est initialement isodiamétrique, devient plus ou moins longuement tubulaire au cours de la germination, sans que la structure en soit modifiée : la partie dorsale est axiale (protocorme) avec sa vascularisation propre; la partie frontale est préfoliaire, non ou accessoirement vascularisée*. En conclusion, tout allongement du secteur axillaire modifie automatiquement le comportement de la préfeuille.

En ce qui concerne les germinations qui présentent une croissance bipolaire de l'axilla, nous pourrions distinguer celles dont la croissance distale est exclusivement préfoliaire, de celles dont cette croissance concerne l'ensemble du secteur axillaire, ainsi qu'en atteste l'entraînement des faisceaux vasculaires. Au niveau des conclusions générales, cette distinction importe peu.

Enfin, avec l'exemple du *Triglochin*, nous aboutissons aux formes germinatives du type A de Boyd, qui suppose des graines légères, peu ou pas albuminées. Il s'observe dans des groupes divers, surtout chez les Hélobiales (*Alismatiflorae*), dont Kaul (1978) a rapporté quelques exemples (Fig. 6, *7*). Nous le qualifions de type Alisma. Lorsque le secteur supra-axillaire est laminé, comme chez les *Costus* (Fig. 6, *6*) et diverses *Bromeliaceae*, cela ne change rien à sa structure axiale.

Plusieurs auteurs, Chouard (1931) à propos des Scillées, Boyd (1932) d'une manière générale, ont justement fait remarquer qu'il n'y a pas de différences organographiques entre les germinations de type Commelina (endogées) et celles de type Alisma (épigées). Chez les premières, l'enfoncement de l'axilla tubulaire est compensé par la croissance géofuge simultanée du bourgeon ; chez les épigées l'axilla reste plus courte et la croissance du bourgeon est plus tardive.

En résumé, à partir de la structure simple des plantules, les formes germinatives se suivent en une série continue. Les quelques cas particuliers que l'on peut observer (*Dioscorea*, par ex., p. 323), sont toujours réductibles à leur structure de protocorme ramifié.

Formes des préfeuilles germinatives

1. Préfeuilles foliaires, divergentes du protocorme ; vascularisées.
   a) Préfeuille à divergence séminale ; vascularisation propre ; souvent avec hypoprophylle (**Type Poa**).
   b) Préfeuille à divergence germinale ; vascularisée par entraînement et subdivision des faisceaux du protocorme ; sessile (**Type Canna**).
2. Préfeuilles au moins partiellement adcaulinaires (axilla tubulaire) ; non vascularisées, ou par extension des faisceaux latéraux du protocorme.
   c) Secteur supra-axillaire souvent plus grêle que l'axilla et non chlorophyllien. Préfeuille exclusivement frontale d'une axilla tubulaire fermée, parfois bipolaire par divergence distale de l'axilla (**Type Commelina**).
   d) Secteur supra-axillaire chlorophyllien et géofuge. Préfeuille adcaulinaire fermée, ou parfois en boutonnière par extroversion des marges (**Type Alisma**).

Vascularisation de la plantule (Fig. 7)

Nous accordons moins d'importance qu'autrefois aux nombres et trajets vasculaires, qui sont un élément de la structure, mais ne la détermine pas. Cependant, chez la plantule, ces caractères, simples et caractéristiques, complètent nos données sur les premières étapes de l'organogenèse.

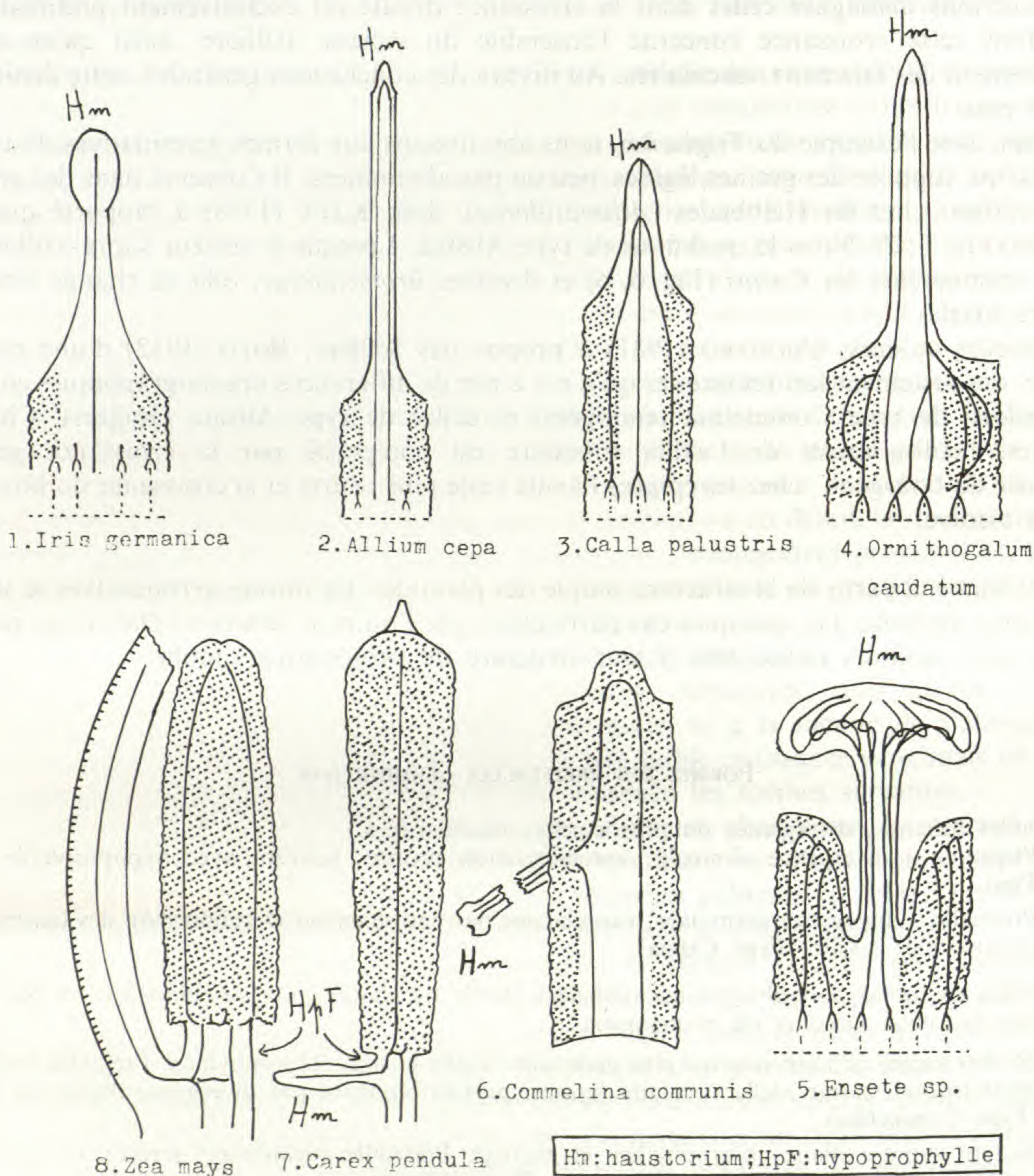


Fig. 7. — Vascularisation protocorme/préfeuille (schémas); le trait tremblé représente la partie fendue de la préfeuille engainante ou adcaulinaire. De 1 à 4, préfeuille entièrement adcaulinaire : **1** et **2**, préfeuille non vascularisée; **3**, faisceaux légèrement déplacés dans la préfeuille; **4**, faisceaux subdivisés dans la préfeuille. — 5, 6, préfeuille partiellement divergente du protocorme : **5**, faisceaux entraînés et subdivisés dans la préfeuille; **6**, un des deux faisceaux entraîné dans la partie libre de la préfeuille. — 7, 8, préfeuille entièrement foliaire, vascularisation indépendante : **7**, un seul faisceau; malgré la non apparence extérieure d'un hypoprophylle, il y a un léger entraînement du faisceau du protocorme; **8**, deux faisceaux dans la préfeuille, hypoprophylle déjà plurivascularisé. (De 1 à 5, GRAVIS, 1943).

Protocorme. — Les nombres des faisceaux, observés et répertoriés par BOYD (1932), complétés par ceux de GRAVIS (1943), et les nôtres, etc., varient de 1 à 15. Exactement, ces nombres, observés sur coupe transversale, incluent les faisceaux latéraux préfoliaires éventuels (Fig. 2, 5). Ils sont diversement impairs ou pairs, le nombre 2 étant le plus fréquent chez ces derniers. La plupart des auteurs, malgré leur conviction cotylédonaire, admettent la présence d'une vascularisation axiale. Ce n'est que chez les plantules prégermées, des *Poaceae* et *Zostera*, par ex., que s'accélèrent les rapports vasculaires directs entre le bourgeon axillaire et la racine adventive axiale. Mais il suffit de revenir aux données de l'embryogenèse, pour vérifier que l'initiation du bourgeon est bien toujours latérale (JACQUES-FÉLIX, 1982 : 20).

En ce qui conserne la diversité numérique des faisceaux, les auteurs ont fait remarquer qu'elle est davantage en rapport avec le type biomorphologique de la plante qu'avec sa position systématique. Cependant, les nombres élevés sont plus fréquents chez certains groupes, comme les Palmiers, Scitaminées, etc., dont le protocorme joue encore un rôle notable au cours de la germination. Quant aux nombres peu élevés, ils correspondent logiquement avec l'organogenèse primaire de la plantule et le rôle souvent provisoire du protocorme. Lorsque le secteur infranodal persiste quelque temps, il peut s'enrichir de faisceaux foliaires, mais ceci ne nous concerne plus.

Rapports vasculaires protocorme/préfeuille. — Ce n'est que lorsque la préfeuille est foliaire et connue sous les noms de « ligule » ou de « coléoptile », que sa vascularisation a retenu l'attention dans les disputes sur sa structure double ou non (p. 317). Cependant, le travail de GRAVIS (1943), et nos propres observations, permettent de définir quelques types de rapport, que nous avons figurés et légendés. La vascularisation des préfeuilles adcaulinaires, lorsqu'elle existe, est réalisée par extension latérale des faisceaux du protocorme; chez les espèces à tendance rémotive, dont la divergence préfoliaire est tardive, la vascularisation est assurée par entraînement et retroussement distal des faisceaux; dans ces conditions la vascularisation peut être partielle ou inconstante comme chez *Asparagus*, par ex. (Fig. 13); enfin, ce n'est que chez les espèces strictement admotives, ou à divergence préfoliaire séminale, que la vascularisation est propre à la préfeuille. (C'est par erreur que GRAVIS, 1943, a figuré un trajet vasculaire bouclé chez la préfeuille de *Triticum*).

C'est ce même processus d'entraînement vasculaire par croissance intercalaire que l'on peut observer dans les hypoprophylles, surtout chez les *Poaceae*, où il peut être spectaculaire. La juste compréhension de cette structure réduit à néant toutes les spéculations sur le « mésocotyle ».

En conclusion, la vascularisation de la plantule confirme : 1) le caractère axial du protocorme; 2) la dépendance histologique de la préfeuille au protocorme.

B. PRÉFEUILLE DES AXES FEUILLÉS

Les observations sommaires sur l'ontogenèse de la préfeuille ont surtout été motivées par les querelles relatives à l'origine simple ou double de ce membre foliaire. Ses états définitifs dépendent : de ses rapports histologiques avec l'axe porteur; de ce qu'elle s'accroît ou non avec le bourgeon; de sa position sur la tige (gradation); de la nature, soit végétative, inflorescentielle ou florale du bourgeon, etc. Il en résulte une diversité considérable qui en fait

un sujet mal délimité, peu utile aux besoins de la spéciation, n'ayant guère suscité de travaux d'ensemble, à l'exception de celui de RÜTER (1918)[21]. Les études particulières concernent surtout les *Poaceae*, les *Cyperaceae* (HAINES, 1968), etc. Plusieurs ont été citées par BLASER (1944), TOMLINSON (1970), etc.

HISTOGENÈSE DU BOURGEON AXILLAIRE ET DE LA PRÉFEUILLE

Dire que le rameau axillaire procède de l'axe porteur serait un truisme ; prétendre que la préfeuille a également cette même origine, semble plus discutable. Et pourtant, c'est bien cette particularité qui lui vaut ses différents caractères.

D'une manière générale, lorsqu'une aisselle est gemmifère, l'initium du nouveau corpus se situe sous les assises tunicales, tandis que celles-ci assurent leur continuité sur le bourgeon par simple prolifération. Comme la préfeuille est immédiatement initiée sur ces mêmes assises, elle est ainsi effectivement constituée des tissus de l'axe porteur. Il s'agit donc d'une histogenèse parfaitement banale, ainsi que cela apparaît à nos figures (Fig. 8). En ce qui concerne la formation de la préfeuille, le processus est identique à celui observé chez les plantules, avec cette même conséquence d'en situer le plan de symétrie au pôle distal du primordium. Toutefois, les contraintes séminales et germinales n'existant pas, les modalités des premières étapes du développement résultent surtout des décalages de croissance entre l'axe et le bourgeon. Lorsque la croissance du bourgeon est rapide, la préfeuille poursuit son développement circulaire sur ce nouvel axe ; lorsque le bourgeon est plus tardif, la préfeuille recouvre directement le primordium encore punctiforme et s'accroît avec lui ; enfin, quand le retard du bourgeon est encore plus accusé, ce sont les propres assises tunicales qui, sans avoir à diverger, constituent une préfeuille fermée sur l'initium sous-jacent, réalisant ainsi une endogénie relative.

DÉVELOPPEMENT ET MORPHOLOGIE : DE LA PRÉFEUILLE FOLIAIRE À LA PRÉFEUILLE ADCAULINAIRE.

Ce sont les rapports histologiques entre la préfeuille et l'axe porteur qui nous permettent le mieux d'établir une typologie comparable à celle des formes germinatives.

Préfeuilles divergentes sur hypoprophylle ; bourgeons dressés.

Dans ce type, fréquent chez les *Poaceae*, dont *Agropyron repens*, par ex. (Fig. 8, *1*), la préfeuille diverge à mesure que s'accroît l'axe du bourgeon, de sorte qu'elle apparaît comme étant bien un membre foliaire. L'émergence se manifeste d'abord au pôle distal du primordium ; puis, une croissance plus rapide du soubassement proximal redresse le bourgeon et le dégage de l'axe porteur. Lorsque la croissance concerne tout l'axe du bourgeon, l'hypoprophylle ainsi formé éloigne la préfeuille de son niveau d'exsertion dans des proportions très variables (Fig. 10, *1b* ; p. 309). Ces préfeuilles sont souvent foliacées (non limbifères), y compris chez les bourgeons latents. Elles sont ouvertes, avec marges imbriquées

21. En réalité, nos quelques remarques laissent entrevoir l'intérêt qu'aurait une étude plus approfondie sur l'ontogenèse de la préfeuille chez les *Liliopsida*.

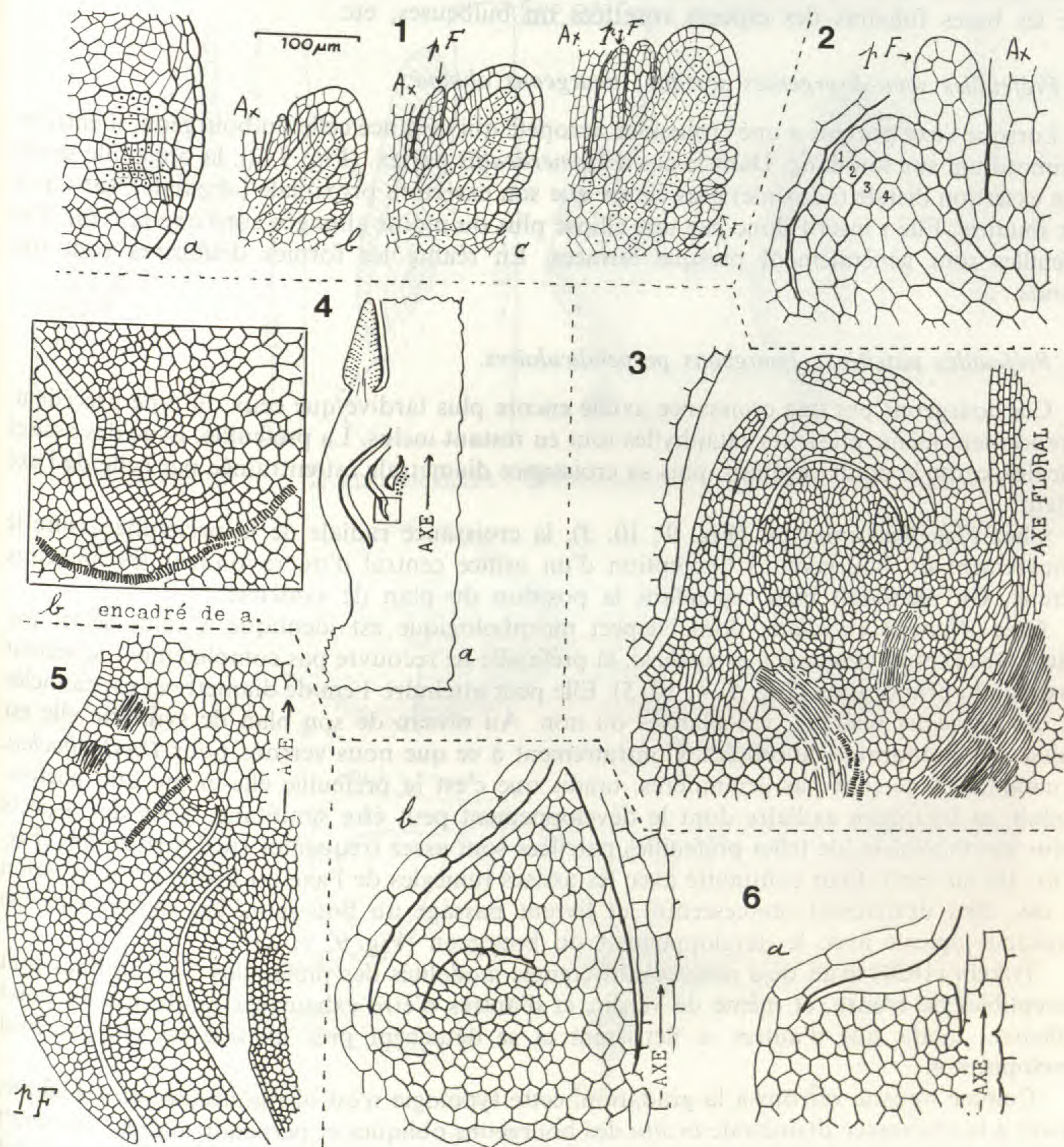


Fig. 8. — Histogenèse de la préfeuille des axes feuillés : **1**, *Agropyron repens*; a, initiation subépidermique du bourgeon axillaire (coupe transversale); *b, c, d*, développement de la préfeuille sur l'axe du bourgeon (Sharman, 1945); **2**, *Tradescantia virginica*, préséance adaxiale d'une préfeuille ultérieurement engainante × 133 (Gravis, 1898); **3**, *Polygonatum multiflorum*, préfeuille engainante avec préséance adaxiale × 80; **4**, *Dieffenbachia sp.*; *a*, jeune bourgeon primaire (schéma × 14) à initiation profonde; *b*, initiation d'un bourgeon secondaire de a × 80; **5**, *Alocasia sp.*, préfeuille basitone avec important rapport avec l'axe × 60; **6**, *Chlorophytum comosum*; *a*, initiation de la préfeuille; puis *b*, initiation interne du bourgeon avec son propre phyllogène × 80.

(Fig. 10, *6, 8b*, etc.), ou fermées avec orifice apical (Fig. 10, *7*). Elles sont souvent bicarénées par compression entre la feuille axillante et l'entrenœud de l'axe (Fig. 10, *1b, 6, 7*, etc.), ou entre les bases foliaires des espèces rosettées ou bulbeuses, etc.

Préfeuilles semi-divergentes sessiles ; bourgeons obliques.

Lorsque l'axe porteur a une croissance acropète qui devance celle du bourgeon, il entraîne le primordium sur son flanc. Dans le cas d'*Hemerocallis* par ex. (Fig. 9, *2*), la préfeuille sessile a son exsertion distale (adaxiale) plus élevée que son exsertion proximale (abaxiale), sans qu'il y ait soudure. Elle s'inscrit donc par une ellipse plus ou moins allongée sur l'axe porteur. Ces préfeuilles sont généralement presque fermées. En réalité les formes définitives sont très diverses.

Préfeuilles patellées ; bourgeons perpendiculaires.

Ces bourgeons ont une croissance axiale encore plus tardive que ceux du type précédent. Ils produisent même plusieurs cataphylles tout en restant inclus. La préfeuille, issue des assises tunicales, cerne le point végétatif, puis sa croissance diamétrale est entraînée par celle de l'axe porteur.

Chez *Flagellaria*, par ex. (Fig. 9 ; 10, *3*), la croissance radiale de la préfeuille assure le recouvrement du bourgeon, à l'exception d'un orifice central d'où rayonnent les faisceaux scléreux. On reconnaît bien cependant la position du plan de symétrie.

Chez *Alocasia cucullata*, dont l'aspect morphologique est identique à celui décrit par Irmish (1874) pour *Alocasia macrorrhiza*, la préfeuille ne recouvre pas complètement le secteur proximal du primordium (Fig. 9, *4* ; 10, *5*). Elle peut atteindre 1 cm de diamètre et est cannelée par des faisceaux scléreux, vascularisés ou non. Au niveau de son plan de symétrie elle est épaisse d'une douzaine de cellules. Contrairement à ce que nous verrons pour *Dieffenbachia*, les cataphylles ne sont pas gemmifères, tandis que c'est la préfeuille elle-même qui, parfois, produit un bourgeon axillaire dont le développement peut être simultané. Sous des aspects moins spectaculaires, de telles préfeuilles patellées sont assez fréquentes sur les rhizomes (Fig. 9, *3a* ; 10, *8a*, etc.). Leur continuité avec les assises tunicales de l'axe est évidente ; puis, selon les cas, elles deviennent marcescentes et livrent passage au bourgeon, ou reprennent une croissance apicale avec le développement du bourgeon (Fig. 9, *1, 2*).

Turpin (1820) avait déjà noté ces différentes modalités des préfeuilles : « Certaines sont susceptibles de croître, et même de verdir, et d'autres d'être exhaussées au-dessus du point axillaire... tandis que d'autres se flétrissent et se détachent près du lieu où elles se sont développées ».

Comme nous le verrons à la gradation, cette typologie n'est ni rigoureuse, ni spécifique. Quant à la croissance diamétrale *in situ* des bourgeons obliques et perpendiculaires, elle serait parfaitement banale s'il n'y avait aussi entraînement des préfeuilles sessiles, ce qui nous fait accepter la notion de préfeuilles adcaulinaires chez les plantules.

Ainsi, selon notre sériation, nous constatons que la préfeuille peut se confondre de plus en plus avec les assises tunicales de l'axe porteur, les cas extrêmes pouvant être assimilés à une **endogénie du bourgeon**.

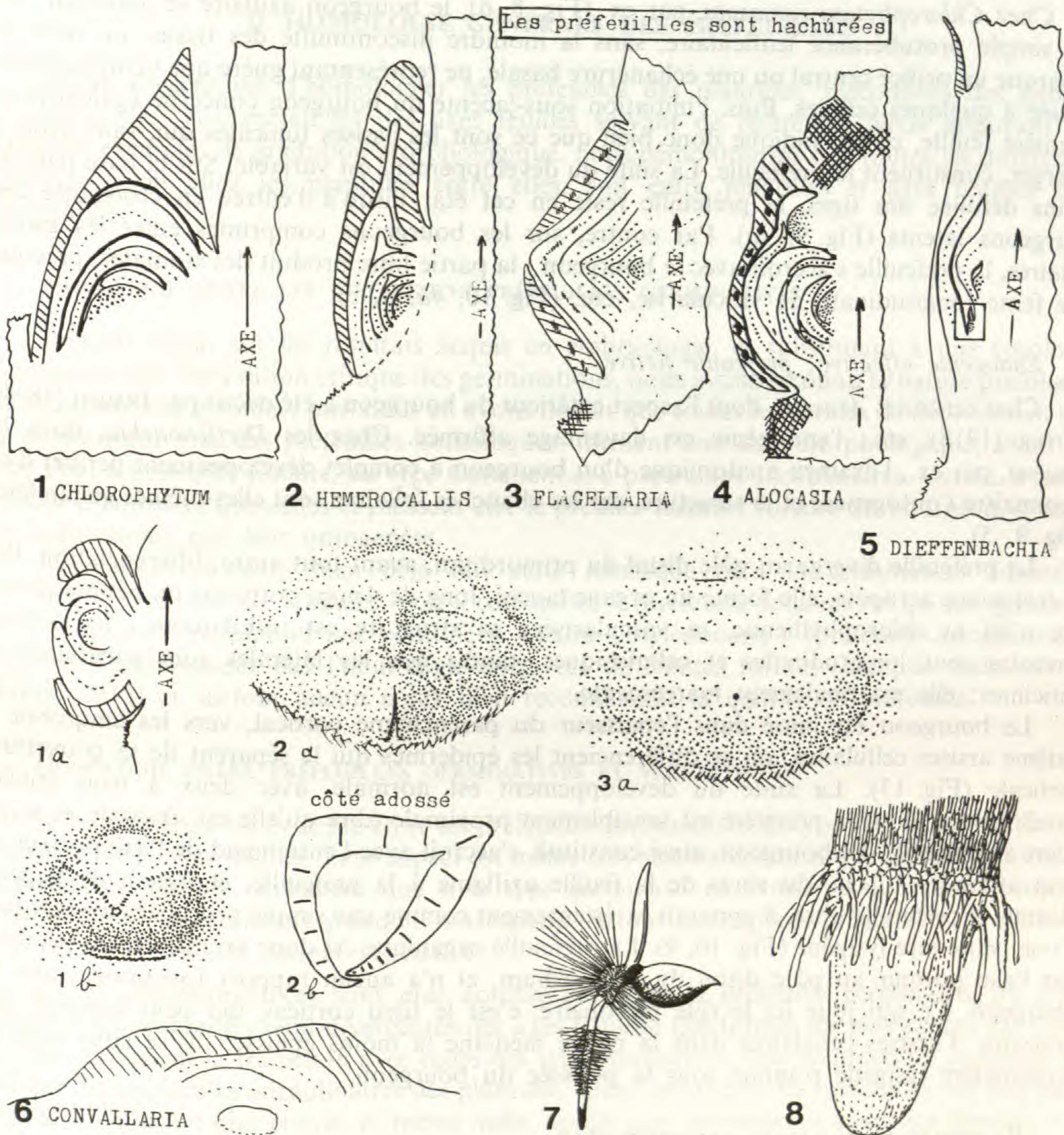


Fig. 9. — De **1** à **6**, rapports histologiques préfeuille/axe feuillé : *Chlorophytum*, *1b*, état initial × 12 ; *1a*, développée sur un bourgeon de la base × 24 ; *1*, sur un bourgeon non dormant × 35 ; *Hemerocallis*, *2a*, état initial × 8 ; *2*, développée avec subule × 36 ; *2b*, coupe transversale dans la partie libre, montrant qu'une seule carène est médiane × 12 ; *Flagellaria* (bourgeon de rhizome), *3a*, état initial × 4 ; *3*, coupe longitudinale × 4 ; *Alocasia*, basipète, avec primordium d'un bourgeon axillaire × 12 ; *Dieffenbachia*, bourgeon axillaire avec préfeuille distale, et bourgeon secondaire (encadré) × 3 ; *Convallaria*, coupe transversale d'un jeune bourgeon axillaire × 30. — Bases radiculaires : **7**, *Phalaris canariensis* × 4 (JACQUES-FÉLIX, 1957) ; **8**, *Triglochin* × 32.

Endogénie relative ; préfeuille effective.

Chez *Chlorophytum comosum*, par ex. (Fig. 8, *6*), le bourgeon axillaire se manifeste par une simple protubérance lenticulaire, sans la moindre discontinuité des tissus, ou bien on remarque un orifice central ou une échancrure basale, ne représentant guère que l'emplacement de une à quelques cellules. Puis, l'initiation sous-jacente du bourgeon concerne également la première feuille, ce qui indique donc bien que ce sont les assises tunicales qui, sans avoir à diverger, constituent la préfeuille. La suite du développement est variable. Sur la base plus ou moins défoliée des tiges, la préfeuille reste en cet état jusqu'à l'entrée en croissance des bourgeons latents (Fig. 9, *1a*). Par contre, sur les bourgeons comprimés entre les gaines foliaires, la préfeuille s'accroît avec le bourgeon : la partie libre produit des stomates, présente une fente longitudinale, se vascularise, etc. (Fig. 10, *4a, b, c*).

Endogénie effective ; préfeuille fictive.

Chez certaines *Araceae*, dont l'aspect extérieur du bourgeon a été décrit par IRMISH (1874), RÜTER (1918), etc., l'endogénie est davantage affirmée. Chez les *Dieffenbachia*, dont *D. amoena*, par ex., l'examen anatomique d'un bourgeon à complet développement permet d'en reconnaître l'ontogenèse et la structure, car les ébauches foliaires sont elles-mêmes gemmifères (Fig. 9, *5*).

La préfeuille diverge au pôle distal du primordium, avant tout autre différenciation. Par sa croissance acropète, elle forme un organe lancéé, long de 4 mm, porté sur un pétiole étroit ; elle n'est ni chlorophyllienne, ni vascularisée ; sa structure est isobilatérale : les cellules centrales sont longitudinales et cellulosiques, tandis que les latérales sont subéreuses et anticlines ; elle est finalement marcescente.

Le bourgeon est initié dans l'épaisseur du parenchyme cortical, vers les cinquième à sixième assises cellulaires, où se différencient les épidermes qui le séparent de sa couverture corticale (Fig. 13). La suite du développement est normale, avec deux à trois feuilles patelliformes, dont la première est sensiblement proximale (dire qu'elle est abaxiale ne serait guère significatif). Le bourgeon, ainsi constitué, s'accroît avec l'entrenœud de l'axe porteur, et peut atteindre 1,7 cm, du sinus de la feuille axillante à la préfeuille, et 0,6 cm de largeur. Hormis la préfeuille libre, il apparaît extérieurement comme une simple protubérance marquée d'une petite aire lysigène (Fig. 10, *9*). La préfeuille organique est donc exclusivement produite par l'axe porteur au pôle distal du primordium, et n'a aucun rapport fonctionnel avec le bourgeon. Ce qui joue ici le rôle préfoliaire, c'est le tissu cortical, qui peut compter une douzaine d'assises cellulaires dans la partie médiane la moins épaisse, où se situe aussi la boutonnière lysigène rompue sous la poussée du bourgeon.

RAPPORTS VASCULAIRES AXE/PRÉFEUILLE.

La préfeuille des axes feuillés se développant sur des nœuds déjà complexes, les rapports vasculaires avec l'axe évoluent généralement avec la croissance, au gré des besoins, et échappent à toute typification. Plus rarement la vascularisation de la préfeuille elle-même présente une certaine régularité, comme chez *Hemerocallis*, par ex. (Fig. 9, *2a, b*), et autres. Hormis que ces faits de structure infirment l'idée d'une origine synfoliaire, leur étude approfondie n'ajouterait rien de plus à notre sujet.

II. HOMOLOGIE GÉNÉRALE DES PRÉFEUILLES

Notre objectif est d'homologuer les préfeuilles des plantules, méconnues des auteurs cotylédonaires, aux préfeuilles des axes feuillés servant de référence. Nous appuyant sur quelques exemples de gradation morphologique, nous démontrerons que toutes les différences observées, soit chez les plantules entre elles, soit entre plantules et axes feuillés sont acceptables.

Homologie entre les différentes préfeuilles germinatives.

Prenant appui sur les résultats acquis en embryologie, et substituant à une typologie descriptive une observation critique des germinations, nous avons reconnu la nature préfoliaire du recouvrement gemmal; puis nous en avons déduit que toutes les formes de déploiement qui en proviennent sont des préfeuilles homologues, formant une série morphologique, allant du type Poa, à préfeuille foliaire, au type Commelina, à préfeuilles adcaulinaires. Certes, il serait difficile d'admettre que celles-ci puissent être le premier membre foliaire du bourgeon, si nous ne connaissions pas leur ontogenèse.

Les auteurs avaient bien déjà fait cette remarque qu'à la germination admotive correspond une plantule « ligulée » ou « coléoptilée » (préfeuille foliaire); et qu'aux germinations rémotives correspond une plantule à « gaine cotylédonaire » (préfeuille adcaulinaire), mais ils n'établissaient pas l'homologie entre ces différentes formes (exceptés Sargant & Arber, 1915) et surtout aucun d'eux n'en reconnaissait la qualité de préfeuille.

Homologie entre préfeuilles germinatives et végétatives.

1. L'homologie est évidente entre les préfeuilles germinatives de type Poa et les préfeuilles divergentes des axes feuillés. Leur aspect est même très semblable, ainsi que nous le verrons à la gradation. Notons seulement que si le type germinatif ne s'observe que chez quelques groupes (*Poaceae* et autres), puisqu'il correspond surtout aux espèces prégermées, il est bien plus répandu sous ses formes végétatives.

2. Les correspondances sont plus nombreuses entre la préfeuille germinative du type Canna et les préfeuilles semi-divergentes des axes feuillés. Les formes les plus étirées sur l'axe porteur établissent la transition avec celles des types suivants et font comprendre comment se réalisent les préfeuilles adcaulinaires des plantules. Dans cette série, les préfeuilles ont une face adaxiale de plus en plus courte, et même nulle, tandis que, inversement, leur face abaxiale est de plus en plus longue; c'est-à-dire qu'elles sont de plus en plus dissymétriques, en vue de profil, au gré de leur annexion par le protocorme ou l'axe végétatif (Fig. 1, *A4*; 9, *2*) par ex.

3. Ce sont effectivement les préfeuilles des plantules de type Commelina et Alisma, adaptées à des stratégies germinatives particulières, qui sont les plus difficiles à comparer d'une manière générale, puisque, sur une même plante, elles passent brusquement aux formes végétatives. Nous pouvons cependant les rapprocher des préfeuilles patellées reconnues chez *Flagellaria*, *Alocasia*, etc., avec cette réserve que, chez ces plantes, c'est également le

primordium qui est étiré, ce qui vaut au bourgeon d'être oblique ou perpendiculaire relativement à l'axe porteur.

4. Quant au bourgeon axillaire endogène du *Dieffenbachia*, nous ne connaissons aucune forme germinative qui puisse lui être rapportée, ce qui n'est pas un problème pour notre objectif.

GRADATION.

Pour nous, qui voulons démontrer que non seulement la préfeuille de la plantule est la première du sporophyte, mais aussi qu'elle s'intègre dans la série morphologique générale, la notion de gradient est primordiale. On peut distinguer immédiatemeent plusieurs paliers de gradation : celui des organes souterrains, rhizomes et tubercules des géophytes, si nombreuses chez les *Liliopsida*; celui des axes végétatifs aériens; celui des axes reproducteurs. La gradation des préfeuilles d'une même catégorie peut également exister en corrélation, avec celle des gaines foliaires, par ex. Ainsi, chez *Tradescantia*, et dans bien d'autres cas, les préfeuilles sommitales sont bien développées et comparables aux feuilles axillantes.

1. *Zea mays* L. (Fig. 10, *1*) [22]. — Contrairement à la plupart des *Poaceae*, le Maïs, annuel, unicaule et monoïque, présente plusieurs aisselles vides à la suite de la plantule. La première préfeuille est celle du rameau inflorescentiel pistillé dont elle atteint la même taille, soit une vingtaine de centimètres. Elle est manifestement bicarénée, bien qu'avec une trentaine de faisceaux vasculaires. Malgré son extrême spécialisation, l'infrutescence du Maïs conserve un agencement classique en épillets et anthécies [23], c'est-à-dire que chaque fleur est précédée d'une bractée axillante, la lemma, et d'une préfeuille dorsale, la paléa, qui, à maturité, reste adhérente au grain sous forme d'une membrane énerviée et lobée par écrasement. Sur la panicule staminée terminale, la préfeuille manque aux articulations, puis elle reparaît dans l'anthécie des fleurs ♂ sous forme d'une paléa bicarénée et binerviée.

Le cas du Maïs conduit à admettre qu'une grande diversité fonctionnelle peut exister chez les préfeuilles étagées sur la plante. Il n'y a donc aucune difficulté à intégrer la préfeuille de la plantule dans cette série.

2. *Asparagus officinalis* L. (Fig. 10, *2*). — Les ramifications de l'Asperge interviennent à deux niveaux : à celui du rhizome, où leur répétition fournit les rameaux aériens consommables à l'état de turions; à celui de l'étage inflorescentiel, où elles se manifestent progressivement après un palier intermédiaire dont les bractées axillantes sont vides, ou ne portent qu'un bourgeon rudimentaire, ou dormant.

a) Jeunes plantes. — Nous avons vu à la germination (p. 289) comment s'amorçait la formation du rhizome. C'est ce même processus qui se poursuit et peut produire aussitôt plusieurs branches, grêles, peu élevées, souvent simples sauf écimage. Ces ramifications basales étant unilatérales et au même niveau, chacune se trouve enclose par les bractées précédentes, et les compressions ne tardent pas à s'exercer. Cependant, sur ces jeunes plantes, il est encore

22. Au sujet des préfeuilles du Maïs, TOMLINSON (1970) cite un travail que nous n'avons pu consulter : GALINAT, 1959, Leafl. Bot. Mus. Harvard Univers. 19 : 1-31.

23. Anthécie : partie de l'épillet constituée de la lemma, de la paléa et de la fleur proprement dite (JACQUES-FÉLIX, 1972, *Adansonia*, sér. 2, 12 : 245-252.

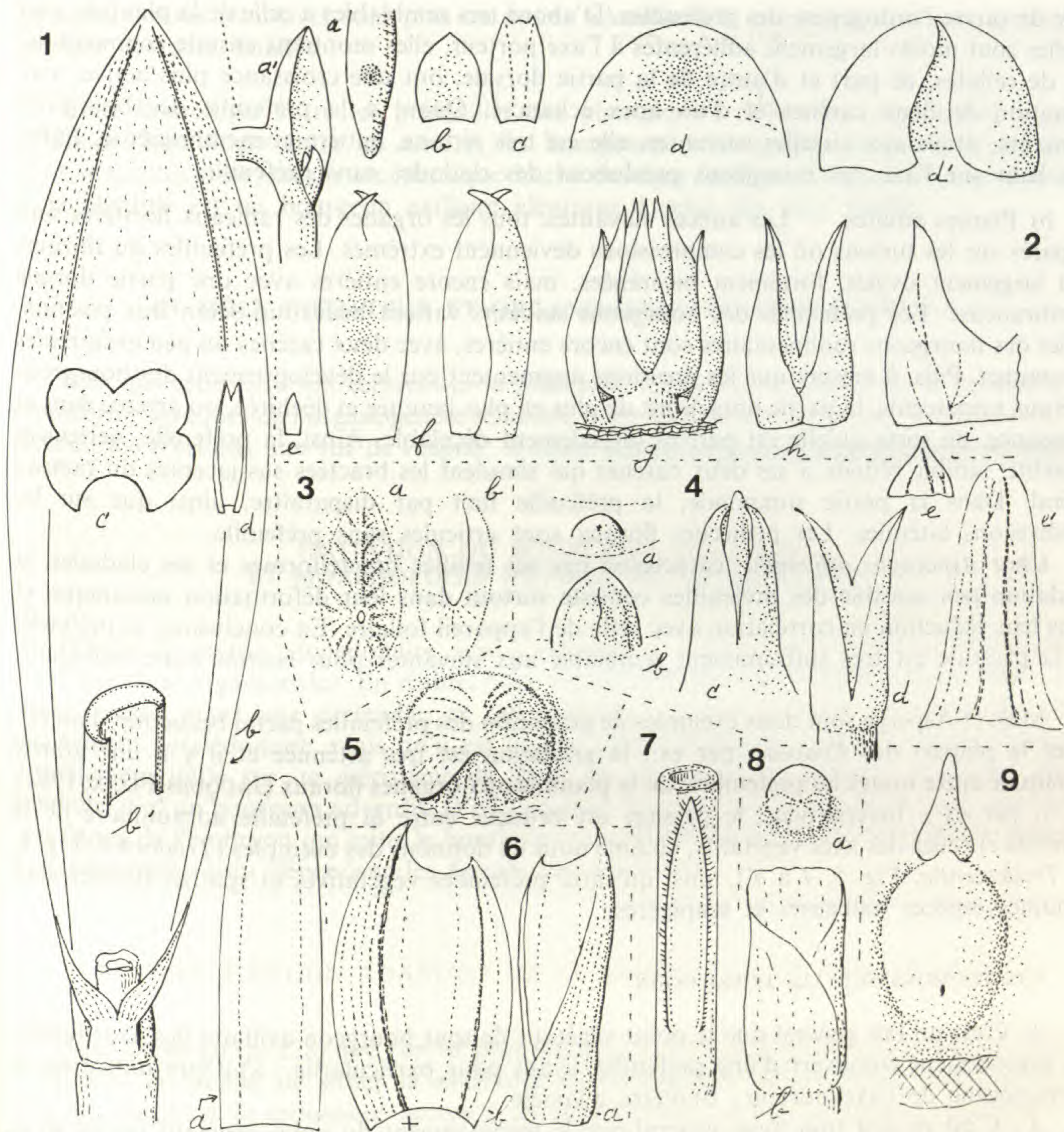


Fig. 10. — Préfeuilles : **1**, *Maïs*, *a*, de la plantule, étalée × 2 ; *b*, de l'inflorescence pistillée × 2/3 ; *c*, de la fleur ♀ × 2 ; *d*, de la fleur ♂ × 2 ; *b'*, tige canaliculée au niveau de l'infrutescence × 2/3 ; **2**, *Asparagus officinalis* ; *a*, au début de la germination × 6 (toutes autres × 4) ; *a'*, de la plantule ; *b*, *c*, *d*, *d'*, successivement de rhizome jeune et plus âgé ; de *e* à *i*, des tiges aériennes ; *e*, d'une jeune plante ; *f*, d'une plante plus âgée, dos et face ; *g*, d'un bourgeon vu de face ; *h*, isolée du bourgeon ; *i*, demi-préfeuille étalée ; **3**, *Flagellaria guineensis* ; *a*, d'un bourgeon de l'axe feuillé × 4 ; *b*, première feuille de ce bourgeon vue en plan × 4 ; **4**, *Chlorophytum comosum* ; *a*, une croissance apicale commence à libérer la préfeuille de l'axe, à un stade plus jeune, elle apparaît comme une protubérance lenticulaire, sans orifice ; *b*, stade suivant × 4 ; *c*, *d*, *e*, *e'*, stades plus avancés, remarquer la prédominance du faisceau vasculaire organiquement médian × 2 ; **5**, *Alocasia sp.*, d'un bourgeon de l'axe feuillé, recouvrant imparfaitement la première feuille × 2 ; **6**, *Bambusa sp.* ; *a*, de face ; *b*, étalée, neuf nervures, dont la médiane (+) est rejetée dans une carène latérale ; **7**, *Pseudosasa japonica* × 2 ; **8**, *Carex riparia* ; *a*, de bourgeon dormant sur rhizome × 4 ; *b*, de rejet × 4 ; **9**, *Dieffenbachia amoena*, libre au-dessus du bourgeon endogène × 2.

facile de suivre l'ontogenèse des préfeuilles. D'abord très semblables à celle de la plantule, sauf qu'elles sont moins largement adhérentes à l'axe porteur, elles montrent ensuite comment des files de cellules, de part et d'autre de la partie dorsale, ont une croissance plus active, avec formation de deux carènes et d'un apex échancré. Quant à la préfeuille des bourgeons dormants, situés aux aisselles suivantes, elle est très réduite, entière et membraneuse. Enfin, plus haut sur l'axe, les bourgeons produisent des cladodes sans préfeuille.

b) Plantes adultes. — Les années suivantes, tous les organes des rameaux florifères sont préparés sur les turions où les compressions deviennent extrêmes. Les préfeuilles du rhizome sont largement ovales, fortement bicarénées, mais encore entières avec une partie dorsale membraneuse. Les préfeuilles des bourgeons suivants varient beaucoup selon leur position. Celles des bourgeons rudimentaires sont encore entières, avec deux carènes un peu excurrentes au sommet. Puis, à mesure que les pressions augmentent par le développement des bourgeons latéraux turgescents, la partie dorsale est de plus en plus laminée et déchirée, ou arrêtée dans sa croissance, de sorte qu'elle est parfois difficilement décelable. Ainsi, la préfeuille, nettement bipartite, semble réduite à ses deux carènes qui simulent les bractées sus-jacentes du rameau latéral. Dans la partie sommitale, la préfeuille finit par disparaître, ainsi que sur les subdivisions latérales. Les pédicelles floraux sont articulés sans préfeuille.

Chez *Asparagus officinalis*, caractérisé par ses feuilles bractéiformes et ses cladodes, la gradation peu sensible des préfeuilles consiste surtout dans leur déformation mécanique, et dans leur réduction en corrélation avec celle de l'appareil foliaire. En conclusion, la préfeuille de la plantule est très suffisamment semblable aux suivantes pour écarter toute ambiguïté.

Maïs et Asperge sont deux exemples de gradation des préfeuilles parmi beaucoup d'autres. Chez la plupart des *Poaceae*, par ex., la gradation est très atténuée et il y a une grande similitude entre toutes les préfeuilles, de la plantule aux organes floraux (JACQUES-FÉLIX, 1962 : fig. 1, par ex.). Inversement, le passage est brusque entre la préfeuille adcaulinaire de la plantule et celles des axes végétatifs, comme nous en donnons des exemples (*Triglochin*, Fig. 6, *4*; *Tradescentia*, Fig. 5, *4* à *4'*), ainsi qu'entre préfeuilles végétatives et spathes florales chez certaines espèces bulbeuses et scapigères.

CONCLUSIONS SUR LES HOMOLOGIES.

1. C'est un fait général que le point végétatif de tout bourgeon axillaire des axes feuillés est précocement recouvert d'une préfeuille, ayant pour particularité : a) d'être initiée sur le dermatogène de l'axe porteur; b) d'être adaxiale.

1'. C'est un fait tout aussi général que le recouvrement du point végétatif latéral de la plantule, résulte de la prolifération des assises externes de l'embryon et est adaxial. Cette identité d'origine et de position indique que ce recouvrement est une préfeuille, homologue de celles des axes feuillés.

2. Sur les axes feuillés de la plupart des espèces, la préfeuille se confirme comme membre foliaire par son développement avec le bourgeon; plus rarement, elle reste sessile et dépendante de l'axe, laissant seulement passage au bourgeon sans se développer.

2'. Chez les plantules, les préfeuilles présentent ces mêmes formes de développement : celles des germinations admotives sont foliaires et semblables à celles des axes feuillés; celles

des germinations rémotives sont plus ou moins adcaulinaires et comparables aux préfeuilles patellées des axes feuillés.

Cette homologie entre les préfeuilles des plantules et celles des axes feuillés a pour corollaire l'homologie entre les axes et les bourgeons ; c'est-à-dire : 1) que le corps de la plantule (protocorme) est un axe identique à celui des tiges feuillées ; 2) que le bourgeon latéral de la plantule est un bourgeon axillaire identique à celui des axes feuillés.

III. RÔLE INITIATEUR ET ORGANISATEUR DU PROTOCORME [24]

Bien que cette note soit centrée sur la préfeuille, il convient d'insister sur la préséance du protocorme au cours de l'organogenèse séminale et du déploiement germinal de la plantule. Le protocorme n'est pas une vue de l'esprit : il existe dès les premières segmentations du zygote.

INITIATION DU BOURGEON AXILLAIRE ET MORPHOLOGIE INITIALE DE LA PLANTULE

D'après le mythe cotylédonaire, une « gemmule », latérale et tardivement différenciée, serait apicale et organisatrice. En réalité, nous venons d'établir que le recouvrement gemmal se révèle comme étant une préfeuille, ce qui implique : 1) que le corps de l'embryon n'est aucunement cotylédonaire, mais qu'il est un axe hétéro-bipolaire ; 2) que le point végétatif, normalement initié sur un méristème de flanc, est un bourgeon axillaire, non celui d'une gemmule, ni d'un bourgeon adventif. D'où l'on peut conclure que, au cours de la vie séminale, c'est l'apex de l'embryon qui initie le bourgeon à un niveau déterminé, et dirige l'allongement du protocorme, dont dépendent les formes des plantules.

MISE EN POSITION ADAXIALE DE LA PRÉFEUILLE ET PHYLLOTAXIE

Nous avons vu (p. 278) que l'on ne peut imputer ni à une feuille axillante, ni à une feuille sus-jacente, la faculté de situer la préfeuille de la plantule. En revanche, nous pouvons admettre que c'est la croissance acropète du protocorme, au niveau axillaire, qui place le premier membre foliaire du bourgeon au pôle distal du primordium et, inversement, repousse la deuxième feuille en position abaxiale ou transverse. En d'autres termes ce serait tout simplement la propre hormone de croissance du protocorme qui déciderait du point de départ de la phyllotaxie du rameau [25].

24. Les remarques de ce chapitre, relatives aux rapports axe/préfeuille, sont également valables pour les axes feuillés.

25. En effet, même chez les axes feuillés, lorsque la préfeuille est obsolète, la première feuille est également rejetée en position abaxiale, ou transverse. Ce serait donc l'axe qui jouerait un rôle antagoniste, et non la feuille axillante.

MORPHOGENÈSE DES GERMINATIONS

Nous avons reconnu que l'allongement du protocorme provoque l'annexion d'une préfeuille adcaulinaire chez les germinations rémotives, et que son non-allongement permet la divergence d'une préfeuille foliaire chez les admotives.

GERMINATIONS RÉMOTIVES : PRÉPONDÉRANCE DU PROTOCORME.

Rapports de croissance protocorme/préfeuille dans le cas des axillas tubulaires.

Sous quelle impulsion se déclenche l'allongement du protocorme, là où ses tissus sont communs avec ceux de l'ébauche préfoliaire ? Cette croissance, qui intercepte et entraîne la préfeuille, ne perturbe pas le point végétatif du bourgeon, qui peut être passivement écarté de plusieurs dizaines de centimètres (palmiers endogés, par ex.) de son orifice préfoliaire, sans que sa forme, ni son développement en soient affectés. C'est donc manifestement le protocorme qui, par élongation et prolifération cellulaires, impulse l'allongement diversifié de ses différents secteurs et annexe la préfeuille, sans la moindre intervention du bourgeon. Nous avons déjà vu (p. 301) que cette entité caulinaire se manifeste par les trajets procambiaux, ce que les micrographes cotylédonaires sont bien obligés d'admettre d'après leurs examens anatomiques et cytochimiques. Toutefois, on peut concevoir que le bourgeon contribue à l'allongement et à la vascularisation éventuels du secteur infranodal.

Ajoutons encore que le protocorme intervient aussi dans la morphogenèse par son secteur supra-axillaire, comme chez les espèces du type Commelina (Fig. 5), chez le palmier *Lodoicea maldivica* où il peut atteindre plus d'1 m, etc. [26].

Protocorme et géotropisme.

Chez les germinations rémotives, c'est le protocorme lui-même qui réagit au géotropisme, soit positivement chez les endogées (*Borassus*, par ex.), soit négativement chez les épigées (*Alisma*, par ex.), soit encore dans les deux sens, selon les secteurs, avec croissance bipolaire (*Commelina*, par ex.).

En résumé, c'est le protocorme qui, de l'initiation à l'auto-organogenèse du bourgeon, est l'élément moteur du développement de la plantule, ce qui, une fois de plus, infirme le concept de la « gemmule » organisatrice. Il intervient sur les points suivants :

initiation du bourgeon — mise en position adaxiale de la préfeuille — allongements extractifs des germinations — réalisation de structures mixtes protocorme/préfeuille (axilla tubulaire) — comportement géopète ou géofuge de la plantule.

GERMINATIONS ADMOTIVES : INTERVENTION DE LA PRÉFEUILLE.

Chez celle-ci, le protocorme ne s'oppose pas à la divergence foliaire du premier membre du bourgeon. De plus, il y a parfois formation d'un hypoprophylle, qui écarte plus ou moins le

26. Ces remarques ne sont qu'indicatives, puisque, chez certains palmiers, par ex., c'est bien le bourgeon qui se comporte immédiatement comme un rhizome capable de faire un crochet en profondeur (p. 294).

nœud préfoliaire du protocorme. Dans ces conditions, c'est bien l'action hormonale de la préfeuille qui induit cet allongement intercalaire, comme cela se vérifie par le test Avena chez les *Poaceae* [27]. Ceci est dû à ce qu'un méristème persiste à la partie distale de l'hypoprophylle, et a, parfois, pour effet d'entraîner les faisceaux vasculaires. Cette particularité ne justifie pas de faire une entité organographique de cette croissance intercalaire chez la plantule, et de la qualifier illogiquement de « mésocotyle », car elle est banale sur les axes feuillés et floraux (p. 321).

C'est donc là que se situe l'une des différences biomorphologiques entre les deux types de germination : dans le type rémotif, considéré par Boyd (1932) comme le plus primitif, c'est le protocorme qui assure éventuellement l'émergence du bourgeon hors du substrat, tandis que ce sont l'hypoprophylle et les entrenœuds du bourgeon dans le type admotif.

Réponse à deux objections.

Bien que la réalité du protocorme soit infiniment plus satisfaisante que le concept cotylédonaire, elle n'est pas aisément agréée. Des Traités récents, destinés à l'enseignement, et des Recueils, prétendant faire le point sur ces questions, persistent lamentablement à peser le pour et le contre d'un « cotylédon » terminal ou latéral.

Parmi les opposants, Mestre & Guédès (1983) [28], après une appréciation positive de ma conception, ont formulé des réserves auxquelles j'avais déjà répondu en 1982. La première porte sur « l'absence de preuve de l'avortement du bourgeon terminal ». L'un de ces auteurs (Mestre), qui avait une grande expérience de l'embryogenèse, savait mieux que personne qu'il n'y a rien d'autre sur l'embryon que le point végétatif latéral, sans aucune trace vestigiale à l'apex. Mais leur objection ne me concerne pas. Car, non seulement je n'ai jamais eu à invoquer cette hypothèse d'un « surplus » apical, inutile et sans fondement, mais, de plus, je l'ai déjà très vivement dénoncée (1982 : 17). Ceux qui s'attardent à de telles remarques, ne s'aperçoivent donc pas que c'est précisément le cône sommital de l'embryon qui est cet apex initiateur du bourgeon latéral.

La seconde objection, argument favori des partisans du « cotylédon latéral », serait la position apicale du point végétatif chez certaines espèces. Nous avons déjà montré (1982 : 20) que l'embryon est initialement un axe comme les autres, dont on sait que l'écart entre leur apex et l'initium le plus récent peut varier de quelques μm à plus de 150 μm ; qu'un initium peut même se situer au niveau de l'apex sans être apical pour autant, etc. Vraiment, est-il si difficile d'appliquer nos connaissances des apex chez les Cormophytes au premier de ceux-ci : celui de l'embryon ?

IV. CONCLUSIONS SUR LA PRÉFEUILLE : ELLE APPARTIENT AU BOURGEON, ELLE DÉPEND DE L'AXE PORTEUR

Ainsi, nous portons sur la préfeuille une appréciation nouvelle : celle d'être non seulement initiée sur l'axe porteur, mais encore de lui être souvent rattachée par des rapports de

27. Les études sur ce sujet sont trop nombreuses pour qu'il soit utile d'en citer une seule.
28. Jean-Charles Mestre (1932-1986), Michel Guédès (1942-1985), également talentueux dans leur discipline, disparus prématurément.

croissance. Ce sont ces notions qui nous ont permis de l'identifier sous des aspects inhabituels chez la plantule, et de la distinguer formellement des feuilles proprement dites sur les axes feuillés.

Certes, le rapport ramification/préfeuille, sur les axes feuillés, est reconnu depuis les premiers auteurs. Mais il nous restait à prouver que ce même rapport significatif existe sur la plantule. Ceci n'avait jamais été fait avant nous (1957), puisque BAILLON lui-même (1891), tout en ayant fait allusion à la préfeuille, à propos des *Poaceae*, s'était basé sur d'autres arguments pour établir son opinion de l'embryon axial ramifié.

Bien que cette liaison histologique axe/préfeuille se soit toujours imposée aux anatomistes de la plantule, elle n'a jamais été correctement interprétée. Il est significatif, en effet, qu'elle a toujours été une cause d'embarras pour ceux qui, sensibles à l'argument anatomique, se croyaient obligés d'unifier les parties concernées, soit en ramenant la préfeuille au rang d'appendice de leur « cotylédon » (théorie ligulaire), soit, au contraire, en la portant au rang de « deuxième cotylédon », même lorsque ces éléments sont distancés par le fameux « mésocotyle »[29]. A noter également les hésitations pour attribuer la préfeuille comme feuille « gemmulaire » (*Cyperaceae*, p. 287). Ce dernier point de vue est intéressant, car il indique que ces auteurs acceptaient l'idée que ce membre foliaire tire largement son origine des tissus de l'embryon.

Si nous distinguons l'axe porteur de la préfeuille du rameau, nous conservons cependant tout autant d'intérêt à leurs liaisons histologiques. Il n'est pas exagéré de dire que le bourgeon axillaire n'est autonome qu'à compter de sa première feuille, tandis que sa préfeuille reste plus ou moins dépendante de l'axe porteur, malgré l'intercalation éventuelle d'un hypoprophylle.

Toutes nos observations aboutissent donc à cette conclusion qu'*il n'est de préfeuille qu'adaxiale*. Cette notion devrait mettre fin aux interprétations selon lesquelles la préfeuille pourrait être abaxiale et superposée à la feuille axillante. L'erreur est double : d'une part en attribuant la qualité de préfeuille (absente) à la première feuille ; d'autre part en supposant que celle-ci serait superposée à la feuille axillante, alors qu'elle se situe sur un axe différent. Il s'agit donc d'un faux problème, dont les réfutations, comme celle de BUGNON & JOFFRIN (1962), ne devraient plus être nécessaires.

Nous ne partageons donc pas la conception banalisante des auteurs qui confondent préfeuille et autres feuilles. Hormis ces particularités histologiques qui sont l'indice d'une ramification axillaire, s'en ajoutent quelques autres : spécialisation fréquente au niveau des organes reproducteurs ; participation aux différentes formes germinatives ; rôle hormonal dans la croissance des hypoprophylles ; etc. En résumé, la préfeuille est un élément non négligeable dans l'organographie des *Liliopsida*.

Est-ce à dire que nous la considérons comme un organe distinct ? Certainement non. L'édifice végétal, du zygote à la gamétogenèse est UN. Nous ne fournissons pas d'argument à l'une ou l'autre des théories phytonaires, unités de croissance, etc., ni à ce concept, contraire à l'esprit de recherche, qui, plutôt qu'expliquer, se limite à nommer « coléoptile, coléorhize, mésocotyle », etc.

29. Rappelons, par ex., TIEGHEM (1897) précisant, à propos des *Cyperaceae*, que même lorsque la préfeuille est écartée du protocorme par un hypoprophylle (son « pédicule ») : « ..... ce ne sont cependant que les deux parties d'une seule et même feuille ». Ou bien encore WORSDELL (déjà cité par nous, 1982 : 9) : « ..... puisque le coléoptile a son origine sur le scutellum, ce ne peut être que la ligule de cet organe foliaire ».

Au cours de la ramification il n'y a pas un dermatogène de l'axe porteur et un dermatogène du rameau. La préfeuille se différenciant tôt, et étant généralement engainante, il est normal qu'elle procède des deux axes et soit plus ou moins mixte. C'est une conséquence tout à fait banale à l'échelle de la plante entière.

En conclusion, nous confirmons notre définition préliminaire (p. 280) : *la préfeuille, orientée face à l'axe du bourgeon, est une feuille de ce bourgeon ; située par l'axe porteur dans une position adaxiale, avec adhérence plus ou moins importante, c'est une feuille particulière ; là où elle existe il y a ramification.* En conséquence, la préfeuille, dont nous avons suivi l'ontogenèse à partir de l'embryon, indique que la plantule est un protocorme ramifié, excluant toute idée de cotylédon : c'est ce que nous voulions démontrer.

V. ANNEXES

PLANTULE OU EMBRYON?

Le débutant, qui espérerait découvrir des arguments phylogéniques méconnus chez la plantule, s'apercevrait vite que les caractères typologiques ne concordent guère avec ceux qui décident de la classification [30]. C'est que, déjà, à cette étape postembryonnaire, le seul caractère fondamental que montre encore le sporophyte est celui de la Classe tout entière, c'est-à-dire celui du protocorme sympodial, opposé à celui de l'axe monopodial des *Magnoliopsida*. Son état végétatif, complexe, est tout simplement préparé aux stratégies germinatives, en rapport avec le mode de vie de la plante adulte. En effet, à part quelques exceptions, dont nous avons cité des exemples, nous avons constaté que différents types de plantules peuvent se rencontrer dans une même famille, tandis que, inversement, de mêmes types existent dans des familles différentes. C'était pour cela que Boyd (1932) avait choisi de grouper ses examens d'après cette donnée, et non en fonction de la place systématique des espèces étudiées.

Pourquoi alors qualifier d'embryon un état de développement du sporophyte qui n'a plus rien d'embryonnaire? C'est que, d'une part, ce sont les germinations que nous nommons plantules en français, sous les influences premières de Richard (1811) : « embryon développé par la germination », puis de Mirbel (1815) : « L'embryon en état de germination prend le nom de plantule », etc. ; et que, d'autre part, ce sont les embryologistes eux-mêmes qui, à la suite d'Hofmeister (1861), ont généralisé le terme embryon pour le stade mature du sporophyte séminal, et celui de proembryon pour les stades antérieurs. Cette distinction nous semble superflue, car avant l'embryon, il n'y a rien qui ne soit le zygote lui-même. Cette habitude serait admissible si le fait de nommer embryon un organisme, ou une partie d'organisme déjà complexe, n'était une source de confusion déjà signalée par Vallade (1966) à propos des Palmiers.

30. Cependant, l'état évolutif de la plantule, jugé d'après sa morphologie, est pris en considération dans la classification cladistique de Dahlgren & Rasmussen (1983).

Les contradictions existent depuis l'introduction par MALPIGHI en 1671 (*in* PLANTEFOL, 1976) du mot plantule pour désigner le sporophyte séminal des *Magnoliopsida* : « ..... la plantule, composée de la racine, de l'axe ou de la gemmule et de deux feuilles ». Elles résultent de ce que de nombreux auteurs ont tendance à distinguer dans la plantule des organes qui seraient essentiels et d'autres qui seraient négligeables. Si, pour les uns, plantule est utilisé selon l'acception première de MALPIGHI, pour d'autres le terme ne désigne plus que les parties actives, le « blaste » de RICHARD (1811), soit, pour les *Liliopsida*, le bourgeon et la racine endogène. Les expressions employées dans ces dernières conditions, par GATIN (1921), par ex. : « L'embryon contient une plantule », ou encore : « A l'intérieur de l'embryon se trouve une plantule courbe », évoquent l'idée d'objets distincts, non conforme à la réalité de l'ontogenèse. Pour certains auteurs, se limitant à une optique exclusivement fonctionnelle, ce serait même le bourgeon axillaire qui produirait son haustorium, ce qui supposerait un renversement complet de l'organogenèse. Il est vrai que ces derniers concepts, selon lesquels le protocorme ne serait qu'un accessoire haustorial, sont favorisés par son élimination habituelle après la germination.

Notre conception du protocorme ramifié rend parfaitement intelligible la structure du sporophyte séminal des *Liliopsida* : c'est par son développement coenogénétique que l'embryon devient une plantule. Selon PLANTEFOL (1976), il est superflu de préciser qu'elle est séminale : c'est sa nature même [31].

REJET DU CONCEPT LIGULAIRE

Toute notre démonstration s'inscrit en faux contre le concept ligulaire, qui est une conséquence directe du mythe cotylédonaire. Ligule, en botanique, est un terme de morphologie, surtout employé à propos de certaines feuilles engainantes, dont il désigne ce qui n'est guère qu'un accident de croissance entre gaine et limbe. On est donc surpris de ce que cette idée, qu'un simple appendice puisse être le premier acte de l'organogenèse, ait été défendue par tant d'auteurs (une trentaine, de MIRBEL, 1810, à GUÉDÈS, 1968, pour les seules *Poaceae*) et aussi longtemps (encore préférée par DAHLGREN & CLIFFORD, 1982 : 247). Il leur fallait aussi supposer que cette « ligule » n'était toujours présente que sur leur « feuille cotylédonaire » puisque les feuilles suivantes, hormis chez les *Poaceae* et *Pontederiaceae*, en sont généralement dépourvues (DAHLGREN & CLIFFORD, 1982 : 75). Cependant, nous reconnaissons que cette opinion était favorisée par les rapports histologiques évidents entre protocorme et préfeuille.

Il y avait donc, d'une part, le concept organographique, probablement établi dès 1810, selon lequel le recouvrement du point végétatif était assuré par un appendice du « cotylédon »; et, d'autre part, l'usage plus récent de « ligule » pour le désigner. Bien que l'ayant jugé inadéquat, ce terme fut adopté par BOYD (1932), qui en attribua la paternité à GATIN (1905). En réalité, son emploi en embryologie fut innové par SCHLEIDEN (1837) dans la légende d'une figure de plantule de *Secale* : « Pl. III, fig. 15 : ..... b. Ligula desselben (die Erhebung, welche das Federchen umschlieest) ». Puis le mot fut reproduit dans la traduction française de ce même article (SCHLEIDEN, 1839) [32] : « Fig. 11. — a. Limbe de la feuille cotylédonaire. —

31. Le « Robert », éd. 1981, donne une définition exacte de plantule.

32. Non seulement l'article de SCHLEIDEN a été ignoré de BOYD, mais, plus curieusement, ROTH (1955) elle-même se réfère seulement à la traduction française.

b. Ligule de la même feuille (le rebord qui entoure la plumule)... ». Par la suite, dans son Traité de Botanique, SCHLEIDEN (1846) admit que sa « ligule » avait valeur de membre foliaire indépendant.

D'une manière générale, les auteurs attribuaient la préfeuille foliaire des *Poaceae* et *Cyperaceae*, soit à leur « cotylédon » comme « ligule » = « coléoptile », soit, plus rarement, comme première feuille à leur « gemmule » : c'était l'un ou l'autre. BOYD (1932) fit une proposition tout à fait surprenante en distinguant « ligule » et « coléoptile ». Elle attribua la préfeuille à la « gemmule », car, disait-elle, la « ligule », qui devrait précéder, a totalement disparu chez les *Cyperaceae*, ou ne persiste qu'à l'état rudimentaire chez les *Poaceae* : épiblaste sur la face, et fusionnée sur le dos avec le scutellum ! Pour sa démonstration, elle homologuait (1932 : 162) la préfeuille d'*Avena* à la première feuille de *Bilbergia*, dont la préfeuille restait qualifiée de « ligule ». Comme la première feuille de *Bilbergia* est abaxiale, BOYD & AVERY (1936) tentèrent ultérieurement de corriger la figure publiée en 1932 [33]. Par cette démarche, BOYD escamotait une étape organographique chez les *Poaceae* et *Cyperaceae*, niait l'unité d'origine de la préfeuille, accordait une résistance à l'évolution peu probable chez une simple ligule. L'idée d'en rajouter une, aussi rudimentaire qu'imaginaire, à la plantule des *Poaceae*, n'était guère rationnelle.

CONCEPTS ERRONÉS DE LA PRÉFEUILLE SYNCOTYLAIRE ET DE LA SYNCOTYLIE

Selon cette théorie, la préfeuille des *Liliopsida* résulterait évolutivement de la concrescence des préfeuilles géminées connues chez les *Magnoliopsida*. Induite par le mythe cotylédonaire, elle s'appuie, soit sur l'interprétation sommaire de l'histogenèse, comme le fit DUTAILLY (1879), par ex. : « La préfeuille apparaît tout d'abord sous forme de deux bourrelets distincts, latéraux, opposés et successifs..... » ; soit sur le fait que les préfeuilles sont souvent bicarénées et apparemment parinerviées.

Tous nos examens infirment ces interprétations. Il est bien évident qu'une feuille, normalement à côte médiane, ne peut être adossée et comprimée contre l'axe porteur, sans subir des déformations. De plus, comme le fit remarquer ARBER (1925) et autres, bien des préfeuilles ne sont pas bicarénées, ou sont imparinerviées, ce qui pourrait, tout aussi bien, être revendiqué comme preuve de leur structure homogène ! En fait il n'y a pas nécessairement correspondance entre les trajets vasculaires et les carènes. C'est même plus souvent qu'une carène reçoit la nervure principale, avec initiation éventuelle d'un bourgeon axillaire, comme nous en avons figuré quelques exemples (Fig. 10, *6*), JACQUES-FÉLIX, 1962 : fig. 11, etc. La préfeuille des *Hemerocallis* (Fig. 9, *2b*) est également très significative à cet égard : seule une carène correspond à la côte médiane, l'autre n'étant même pas nerviée. Chez les plantules de *Poaceae*, dont la préfeuille est typiquement binerviée, il y a quelques cas — précisément d'espèces archaïques — de préfeuille pluri- et impari-nerviée (REEDER, 1956). Enfin, les préfeuilles patellées, dont l'unique plan de symétrie est bien évident, sont très démonstratives à cet égard (Fig. 9, *2a* ; 10, *3*, *5*, etc.).

33. GUIGNARD (1962 : 596) avait déjà été surpris par cette interprétation.

Cependant, certains auteurs, acharnés à défendre le principe d'une structure hétérogène, maintiennent qu'il s'agirait précisément d'un processus évolutif : il y aurait eu d'abord concrescence de deux préfeuilles équivalentes, puis l'une d'elle aurait régressé dans la préfeuille dissymétrique, pour disparaître finalement dans la préfeuille à symétrie médiane. C'est ce que Rüter (1918), Veh (1930), Troll (1962), Bugnon & Bonnard (1966), etc., ont voulu démontrer.

Ces derniers se sont basés sur quelques exemples, dont deux choisis chez les *Asparagus*, qui présenteraient providentiellement deux étapes de cette évolution. *A. officinalis*, plus primitif, aurait ses deux préfeuilles encore nettement distinctes, tandis qu'*A. sprengeri*, plus évolué, aurait une préfeuille constituée de deux pièces soudées par le dos. Il s'agit d'une

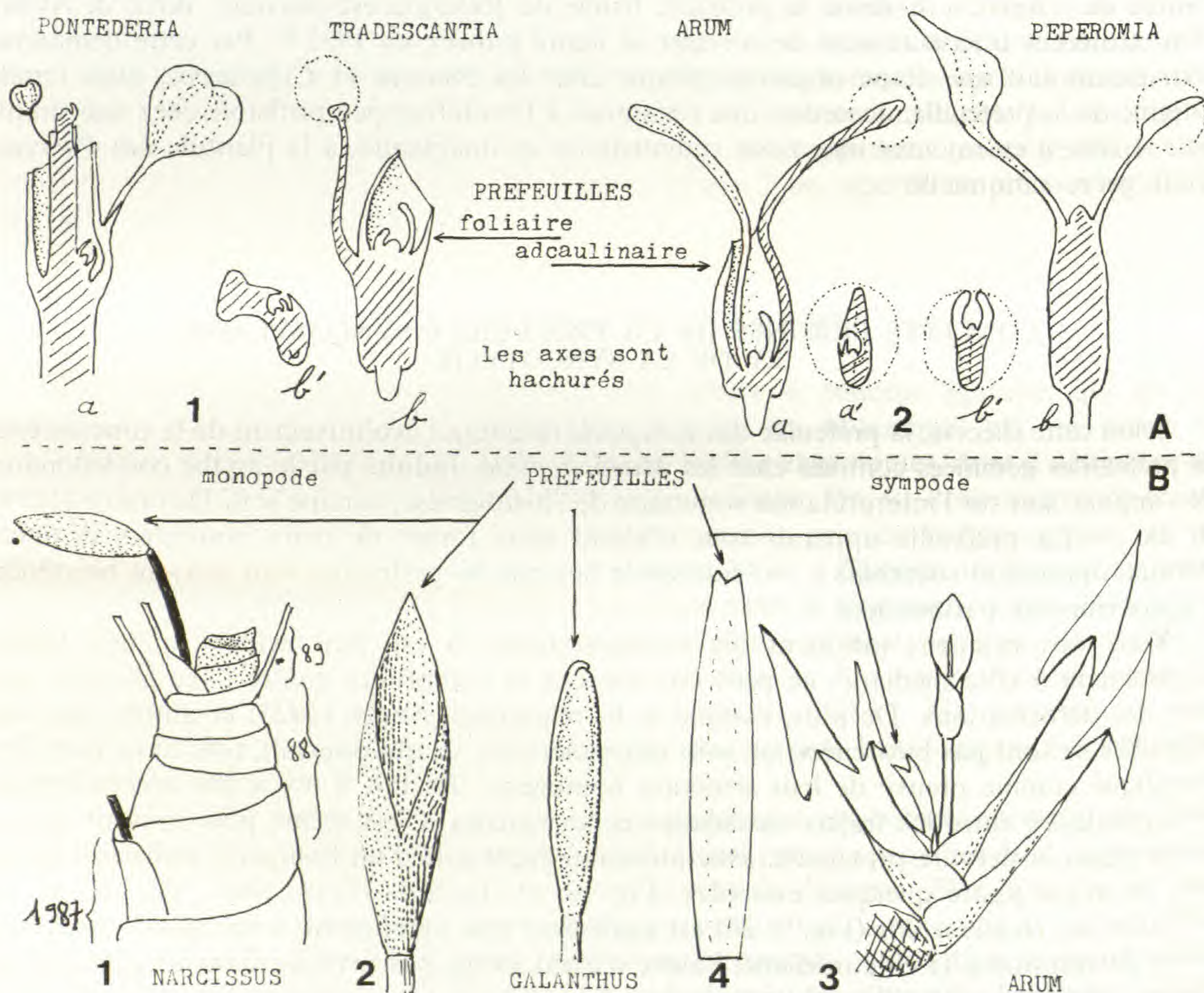


Fig. 11. — **A**, corrections (schémas) de fausses homologies (texte p. 321) : **1**, comparaison entre un axe feuillé de *Pontederia* (*a*) et une germination de type *Commelina* (*b*) ; **2**, comparaison entre germination d'*Arum* (*a*) et de *Peperomia* (*b*). — **B**, la préfeuille dans les croissances mono- et sym-podiale (schémas) ; *Narcissus* : **1**, le bourgeon axial (ponctué) est représenté plus développé qu'il n'est au moment de la floraison 1988 ; **2**, préfeuille-spathe × 2/3 ; *Arum* : **3**, le bourgeon végétatif est axillaire avec préfeuille (**4**) × 2/3 ; le spadice, avec sa spathe, est axial ; *Galanthus* : spathe-préfeuille un peu avant floraison × 1.

observation défectueuse. La préfeuille d'*A. officinalis*, telle que nous l'avons décrite (p. 308 et Fig. 10, *2*) est organiquement entière, avec un seul plan de symétrie. Il est vrai qu'elle manifeste une gradation importante le long de la tige, et qu'elle peut être fortement bicarénée par compression, avant de disparaître sur les ramifications cladodisées. Les faits réels sont donc absolument inverses de ceux supposés par les auteurs : c'est au cours de l'ontogenèse que la préfeuille, organiquement entière, devient bifide à bipartite par écrasement contre l'axe. Les autres exemples interprétés par BUGNON & BONNARD (1966) ne sont pas davantage démonstratifs d'un processus évolutif de la préfeuille. Ils entrent dans la gamme de variabilité observable dans tous les groupes.

Les mêmes interprétations fautives s'étendent à certaines préfeuilles des rameaux inflorescentiels et floraux, ainsi que nous l'avons rappelé pour *Galanthus nivalis* (p. 321 et Fig. 11, B).

Pour reprendre le même exemple du *Chlorophytum comosum*, fâcheusement choisi par TROLL (1969) pour sa démonstration synfoliaire, nous avons constaté que l'histogenèse de ces préfeuilles exclut toute idée d'une double origine, même lorsque nous pouvons remarquer deux faisceaux vasculaires antérieurs à toute intervention mécanique (Fig. 9, *1b*). Par la suite, elles peuvent effectivement présenter toute une gamme de variabilité (Fig. 10, *4*) ; celles qui sont réduites et rejetées sur le côté sont évidemment unicarénées, mais elles ne représentent, ni une demi-préfeuille, ni l'une de deux préfeuilles supposées ancestrales. Il n'y a absolument pas de phylogénie dans ce processus de gradation.

En résumé, ces différents auteurs tiennent pour caractères fondamentaux et évolutifs, de simples états végétatifs.

Une autre étape est franchie par les auteurs qui homologuent la préfeuille au cotylédon. Nous avons déjà précisé (p. 278) que cette équivalence n'est pas rigoureuse chez les *Magnoliopsida*, et qu'elle est strictement inexistante chez les *Liliopsida* qui n'ont jamais eu de cotylédon. Nous pourrions donc rejeter sans examen toute proposition qui repose sur ce postulat. Citons cependant HAINES & LYE (1979) qui, voulant ranimer la théorie syncotylaire, surtout défendue par SARGANT (1903), ont rassemblé une intéressante documentation sur les plantules syncotylées de *Magnoliopsida*. En substance, leur raisonnement est le suivant : « Puisque certaines *Magnoliopsida*, dont les préfeuilles sont libres, ont cependant leurs cotylédons soudés, ce serait cette même évolution, plus avancée, qui aurait conduit à l'avènement des *Liliopsida*. Chez celles-ci, les préfeuilles seraient encore imparfaitement réunies dans de nombreux cas, tandis que leurs cotylédons seraient déjà soudés en une seule pièce, intimement et définitivement ». Ces dernières précisions, car, du propre aveu de ces auteurs, on ne connaît aucun cas de réversion du « cotylédon » chez les *Liliopsida*..... Evidemment ! Pour nous, des exemples de syncotylie et d'hétérocotylie, oui c'est vrai, çà existe..... chez les dicotylédones.

BURGER (1981) a justement dénoncé cette démarche intellectuelle qui consiste à extraire quelques cas particuliers d'un groupe, pour en faire ce que l'on suppose être l'état général d'un autre, où aucune exception inverse ne risque de se produire.

En conclusion, les idées préconçues sur la structure hétérogène de la préfeuille sont dues : à la méconnaissance des résultats obtenus en embryologie ; au manque de travaux sur l'ontogenèse des préfeuilles ; à l'attachement inconditionnel au mythe cotylédonaire. Enfin, c'est faire preuve de beaucoup d'obstination que de supposer une concrescence d'organes là où

elle a la moindre chance de se produire [34]. Il est pourtant clair que la forme bicarénée des préfeuilles est en corrélation directe avec la forme canaliculée des entrenœuds, surtout remarquable chez les *Poaceae*. Pourquoi imaginer une théorie pour la préfeuille et pas pour la tige [35] ?

Une tout autre et ancienne théorie, selon laquelle la paléa ne serait pas préfoliaire, mais résulterait de la soudure de deux pièces du périanthe, a été défendue par CHADEFAUD (Rev. gén. Bot. 62 : 1-20, 1955), SURKOV, *in* TSVELEV (1983), etc. Toute l'organographie des *Poaceae* s'oppose à une telle interprétation : la paléa est au rameau floral ce que les préfeuilles qui précèdent sont aux rameaux végétatifs, tandis que l'organotaxie des membres périanthaires est différente.

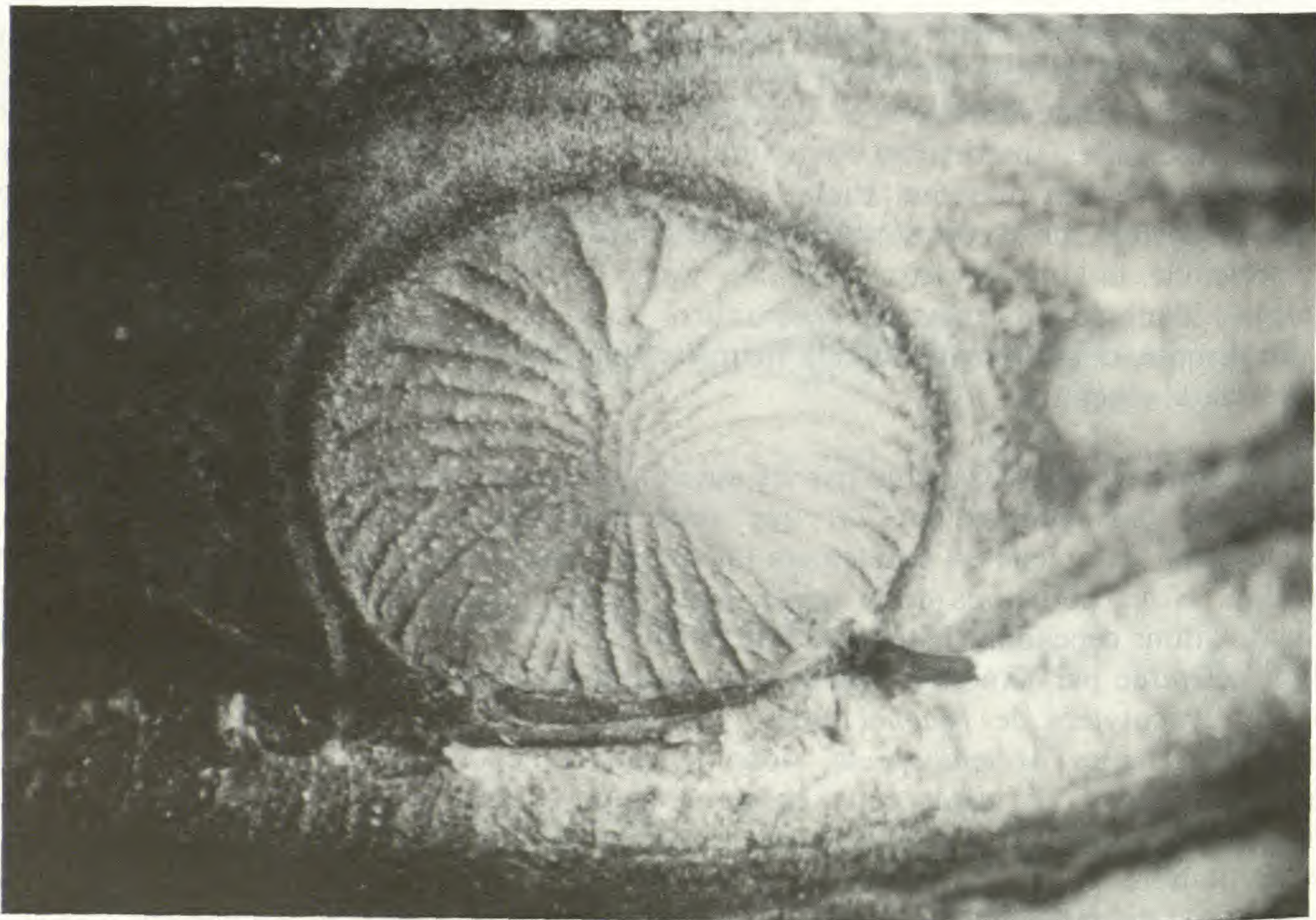


Fig. 12. — Préfeuille de *Alocasia cucullata* en place entre deux cicatrices foliaires × 6.

34. C'est une simple remarque : mais on peut penser qu'une concrescence en ce point du végétal, s'établirait de préférence entre le dos de la préfeuille et l'axe porteur (ce que BOYD imaginait entre sa « ligule » et le scutellum des *Poaceae*), plutôt qu'entre deux pièces initialement séparées, comme elles le sont chez les *Magnoliopsida*.

35. RAYNAL (1971 : 591) a bien suggéré que le méplat des axes inflorescentiels, chez les *Cyperaceae*, résulterait d'un épuisement du méristème axillaire. Il a admis lui-même que cette observation serait à vérifier par des examens plus précis.

LA PRÉFEUILLE DANS LA DÉFINITION DES STRUCTURES MONOPODIALE ET SYMPODIALE

Le type de croissance, monopodial ou sympodial, chez certaines *Liliopsida* géophytes, est diversement interprété en raison de la contiguïté entre l'apex, végétatif ou floral, et le bourgeon axillaire, floral ou végétatif.

1. Spathe = préfeuille; scape = hypoprophylle chez les *Amaryllidaceae* monopodiales.

C'est surtout *Galanthus nivalis* L. qui est l'objet de ces controverses. MÜLLER-DOBLIES (1971), dans une étude très documentée sur cette espèce, rapporte que trois auteurs seulement (plus LEVACHER, 1970, non cité) sont en faveur de l'interprétation sympodiale, à laquelle il adhère lui-même; tandis qu'une vingtaine (plus BRUNEAU & TURLIER, 1971, non citées) admettent une croissance monopodiale à la suite de la description initiale de SAINT-HILAIRE (1841).

LEVACHER (1970), que nous retiendrons comme représentatif de la conception sympodiale, ayant procédé à un examen cytologique du point végétatif, postule « La transformation progressive de l'apex végétatif en apex floral... »[36]. En attribuant ainsi une qualité axiale au rameau floral axillaire, il en ignore délibérément la préfeuille, pourtant aussi spectaculaire qu'est la spathe. Puis, passant au bourgeon qu'il suppose axillaire, il en recherche vainement la préfeuille. Ceci l'oblige à recourir aux exceptions, à dire, par ex., que, contrairement à la règle, la préfeuille serait abaxiale et, par conséquent, superposée à la feuille du cycle précédent.

BRUNEAU & TURLIER (1971) ont rétabli l'exactitude du processus monopodial, en montrant la persistance du point végétatif, malgré sa réduction par la croissance privilégiée du rameau floral. Cette forme d'empiètement chez les apex s'observe souvent à chaque initium, sans qu'il y ait changement de cycle, de sorte que la remarque de ces deux auteurs est parfaitement recevable.

Un simple examen organographique permet également une interprétation correcte. Tant chez *Galanthus nivalis* que chez quelques autres espèces, nous n'avons trouvé la moindre ambiguïté : il n'y a pas de discontinuité phyllotaxique d'un cycle saisonnier à l'autre. La cataphylle du nouveau cycle n'est aucunement une préfeuille ni une première feuille; elle fait suite (en position distique) à la feuille axillante qui, même si sa gaine n'est pas circulaire, s'intercale normalement entre les deux feuilles dites superposées par LEVACHER. Il suffit de reconnaître le caractère préfoliaire de la spathe pour que tout rentre dans l'ordre.

La structure de cette spathe-préfeuille est l'objet de la même erreur que nous venons de dénoncer, selon laquelle elle serait constituée de deux pièces géminées et soudées par le dos. Certains la figurent bien encore ainsi (EICHLER, 1878; RÜTER, 1918, etc.), mais d'autres finissent par ne figurer que les deux carènes séparées et à décrire deux spathes. C'est inexact : sauf l'apex échancré, la spathe est non seulement entière, mais elle est également close, tant que la fleur ne fait pas éclater les parties membraneuses (Fig. 11, B).

36. Que la fleur termine un rameau latéral (monopode), ou qu'elle termine l'axe préalable (sympode), il est bien évident que cela ne change rien à son ontogenèse, que chacun peut interpréter selon la théorie de son choix.

La croissance des *Narcissus, Sternbergia.*, etc., est également monopodiale, ce qui infirme l'opinion de DENNE (1933). Chez ces espèces, le bourgeon terminal est bien distinct du rameau floral, et n'a aucunement, ni l'aspect, ni la structure d'un rameau axillaire.

Ce mode de développement, selon lequel le rameau floral anticipe le bourgeon axial, amène à penser que cela peut effectivement conduire, soit à une croissance sympodiale, assurée par les bourgeons axillaires sous-jacents, ainsi que l'ont suggéré BRUNEAU & TURLIER (1971); soit à la monocarpie, comme chez *Allium porrum* cultivé, par ex., sans que ces espèces perdent leurs scape et spathe d'origine.

En résumé, pour les *Amaryllidaceae* concernées, nous nous rallions à BRAUN (1853), dont l'excellente figure (EMBERGER, 1960 : 321) accorde sa place à la préfeuille. Nous confirmons que, chez ces plantes, le rameau floral (scape) est un hypoprophylle; que la spathe est une préfeuille. Quelques espèces à rhizome donnent également lieu à confusion, *Paris quadrifolia* L., par ex. (HUA, 1892).

2. Spathe = bractée chez les *Araceae* sympodiales.

Pour comparer une structure inverse de la précédente, nous pouvons choisir *Arum italicum* Mill., dont le cycle saisonnier rappelle celui des Narcisses, et dont le spadice est également entouré d'une spathe.

D'après notre schéma (Fig. 11, B), la position de la préfeuille indique très clairement que le bourgeon végétatif est axillaire, et que le spadice est axial. La spathe est donc une bractée, non une préfeuille. Si nous passions à l'examen d'un *Zantedeschia*, par ex., nous constaterions que les différents rameaux axillaires, émis au cours d'un même cycle saisonnier, produisent eux-mêmes des inflorescences terminales.

FAUSSES HOMOLOGIES
ET FAUX APPARENTEMENTS MAGNOLIOPSIDA-LILIOPSIDA
BASÉS SUR LA PLANTULE

Nous réfutons ici quelques opinions qui prétendent confirmer le mythe cotylédonaire, ou en montrer l'intérêt dans l'évolution des Angiospermes. Il s'agit, soit d'erreurs d'interprétation, ainsi que cela apparaît aux propres illustrations des auteurs; soit d'observations défectueuses.

COMPARAISON INEXACTE D'UNE GERMINATION DE TRADESCANTIA ET D'UN AXE FEUILLÉ DE PONTEDERIA.

Par cette interprétation qu'EMBERGER (1960 : 484) a reproduite, VELENOWSKY (1905-1913) espérait démontrer la nature cotylédonaire du protocorme du *Tradescantia*, en l'homologuant au pétiole foliaire du *Pontederia*. Il ne s'agit que d'une vague analogie morphologique, peu généralisable, que l'auteur avait dû remanier, et dont l'interprétation supposait que le sens du développement du *Tradescantia* soit inversé (cf. germination du type Commelina, p. 291 et Fig. 5, *1-3*).

Les homologies correctes sont celles que montre notre schéma (Fig. 11, A). Chez *Pontederia*, la gaine-ligulée d'une feuille axillante recouvre le bourgeon axillaire, dont la

préfeuille est adossée à l'axe porteur. Chez la germination du *Tradescantia*, parfaitement compréhensible d'après la plantule, dont elle ne fait que déployer les organes, il n'y a pas de feuille axillante; l'axe porteur c'est le protocorme, dont le bourgeon lui est adossé par la préfeuille.

Homologie inexacte entre plantules de Piperaceae et d'Araceae.

L'apparentement entre *Piperaceae* et *Araceae*, que certains auteurs font valoir d'après quelques caractères communs, impliquerait également les plantules. C'est Hill (1906) qui prétendit qu'il y avait une grande similitude entre les germinations de certains *Peperomia*, d'une part, et des *Arum* et *Arisaema*, d'autre part. Malgré quelques réserves, cette interprétation fut reprise par plusieurs auteurs, Lotsy (1911), par ex., puis Emberger (1960 : 1034) qui écrivit : « La germination des Aracées évoque énormément celles de certaines Pipéracées ». Par contre, Dahlgren & Clifford (1982 : 294), sans faire allusion à la morphologie des embryons (plantules) ont indiqué que l'état chlorophyllien, fréquent chez les *Araceae*, est nul chez les *Piperaceae*, et doit s'ajouter au nombre des caractères distinctifs.

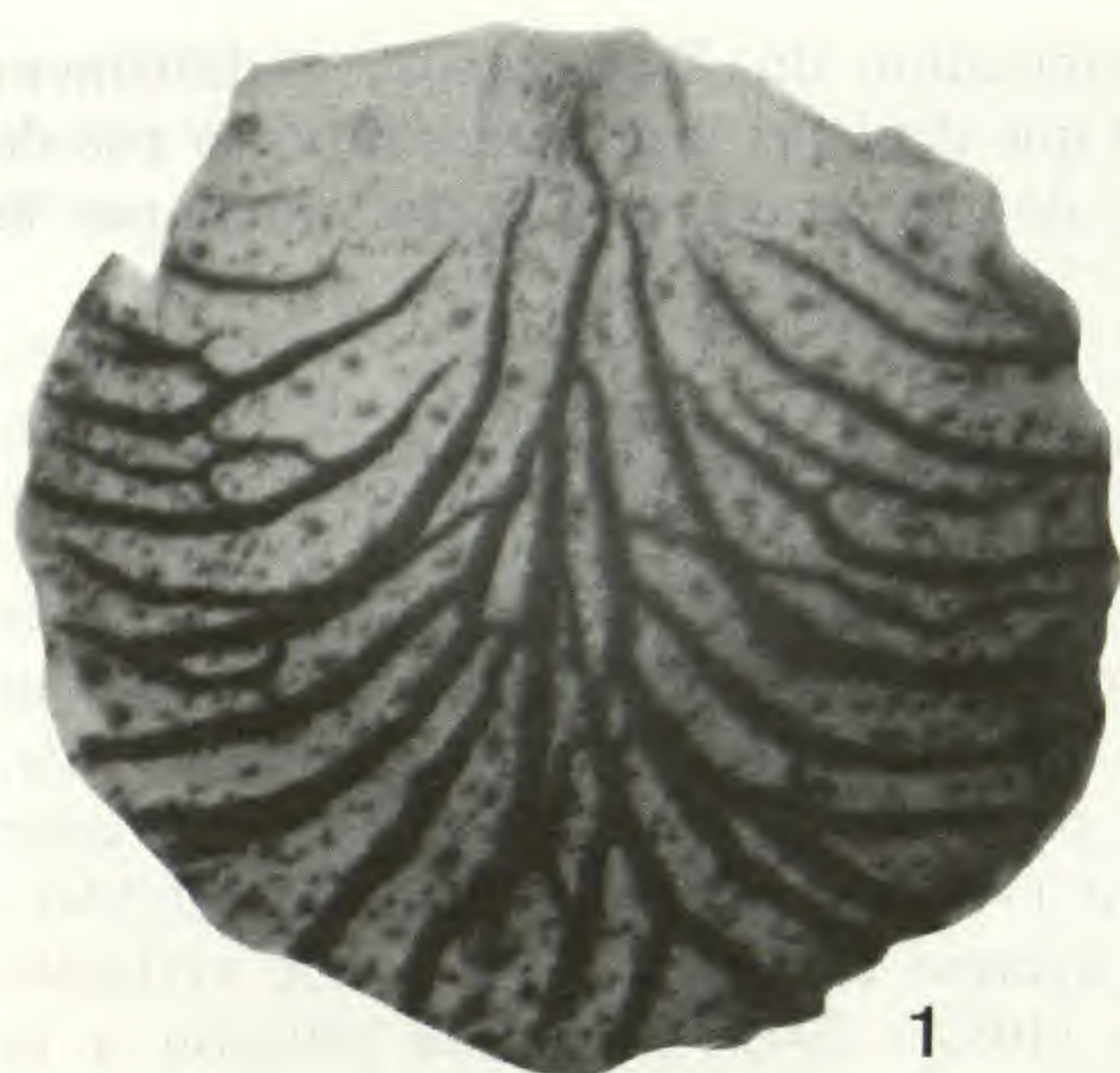
Choisir le type germinatif d'un *Arum* ou d'un *Arisaema*, et le comparer à celui de certains *Peperomia* pour en tirer des conclusions phylogéniques, est arbitraire et abusif. Car, d'une part, ce type germinatif n'est pas représentatif de l'ensemble des *Araceae* dont le polymorphisme est bien connu, et que, d'autre part, il se retrouve dans de nombreux autres groupes de *Liliopsida* (Fig. 5, 6). De plus et surtout, il s'agit de l'interprétation sommaire d'une vague ressemblance, sans rapport avec les structures réelles (Fig. 11, A). Les plantules de *Peperomia* sont dicotylédonées, qu'elles soient hétérocotylées ou non selon les espèces; celles des Aracées sont constituées d'un protocorme pourvu de son bourgeon axillaire, sans trace de cotylédon.

Interprétation inexacte de la plantule des Dioscoreaceae.

Cette famille est considérée comme ayant de nombreux caractères dicotylédones, qui justifieraient son rattachement aux *Magnoliopsida* par certains auteurs. Ceux de ces caractères, empruntés à la plantule pour étayer cette façon de voir, sont tous faux.

1. L'interprétation, selon laquelle la position visuellement latérale du « cotylédon » confirmerait la nature axiale de la « gemmule », suppose un ordre organotaxique inverse de ce qu'il est en réalité. Car c'est le protocorme qui est préséant et axial, et c'est le bourgeon, ultérieurement initié, qui est latéral, comme cela est confirmé par les études d'embryogenèse, même conduites dans le cadre du mythe cotylédonaire comme celle de Nagaraja Rao (1953). Cet aspect n'est d'ailleurs pas exceptionnel, puisque on peut l'observer chez *Stratiotes* (Baude, 1956), *Aponogeton*, et surtout chez les *Poaceae*.

2. Mirbel (1810), puis Jussieu (1839), furent parmi les premiers à remarquer que le bourgeon n'est pas occulté, ou ne l'est qu'imparfaitement par une pièce basale. Cette structure n'a jamais été correctement interprétée. Pour nous, la plantule des *Dioscoreaceae* est pourvue d'un épiblaste et est dépourvue de préfeuille (Fig. 6, *10*). L'épiblaste, plus ou moins développé, est une production du protocorme; il a valeur de membre axillant (Jacques-Félix, 1958*b*; 1982 : 26), et se situe donc sous le bourgeon; tandis qu'une préfeuille, malgré ses rapports



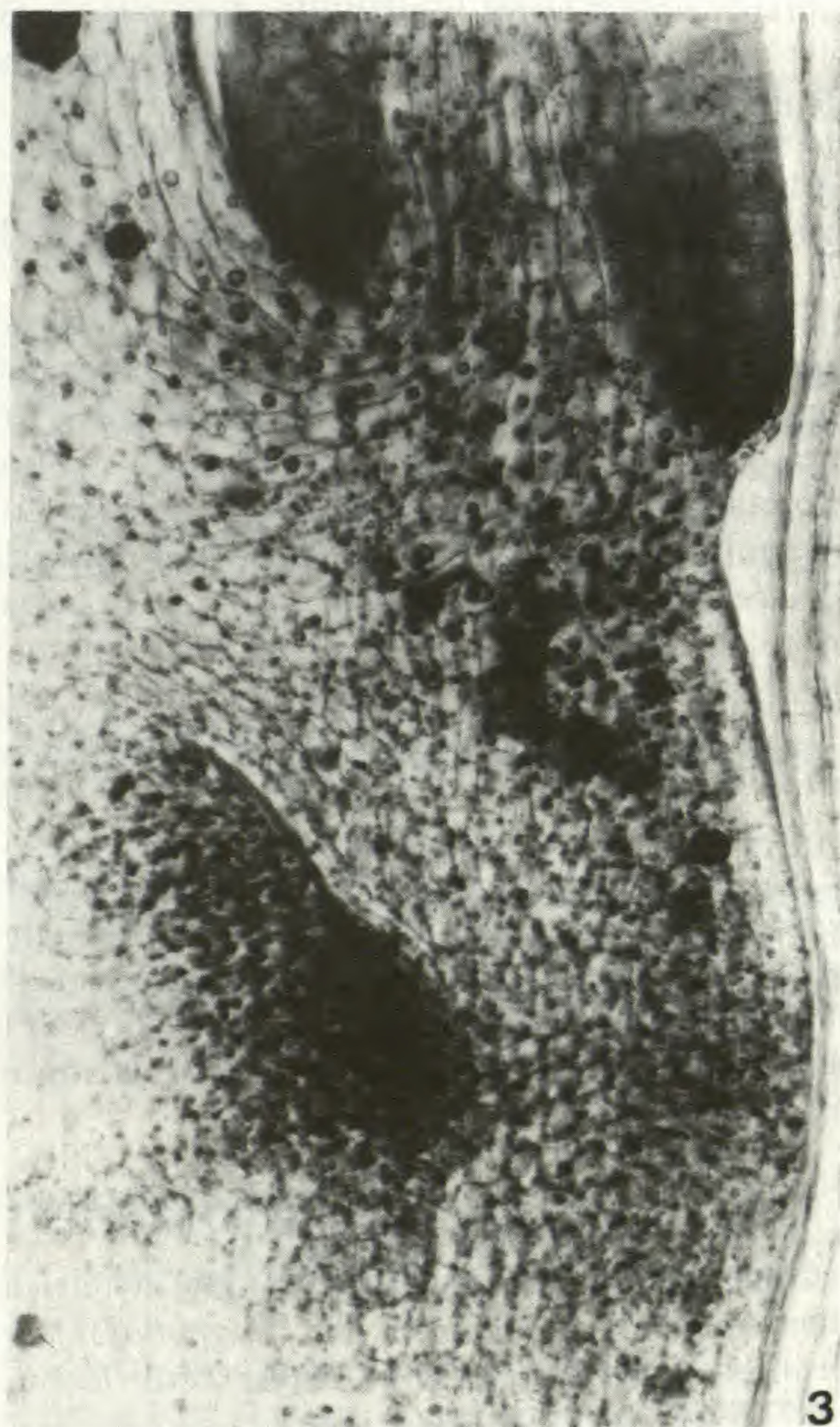




Fig. 13. — Préfeuilles : **1**, *Alocasia sp.* × 16 ; **2**, *Asparagus*, faisceaux vasculaires entraînés dans la préfeuille de la plantule × 126 ; **3**, bourgeon de *Dieffenbachia*, correspond à l'encadré (inversé) de la fig. 9, 5 × 125.

histologiques avec le protocorme, est le premier membre foliaire du bourgeon, avec plan de symétrie situé au-dessus du bourgeon, ce que nous avons expliqué tout au long de cette note.

3. Evidemment, cet épiblaste, comme chez les *Poaceae*, ne pouvait manquer d'être proposé comme « deuxième cotylédon » par certains auteurs, comme Beccari (1870), par ex., qui en faisait son « cotyledone piccolo ». Quant à la dicotylédonie décrite par Lawton & Lawton (1967), elle associait le protocorme laminé de certains *Dioscorea* à la première feuille abaxiale. Cette version est donc du même ordre que celle dénoncée plus haut à propos des *Arum* et *Peperomia*.

SECTEUR INFRANODAL ET BASE RADICULAIRE

Bien que la compréhension de ces deux parties de la plantule ne soit pas nécessaire à la réfutation du mythe cotylédonaire, elle complète la notion du protocorme terminé à ses deux extrémités.

SECTEUR INFRANODAL. — Il est exactement l'homologue de l'hypocotyle des *Magnoliopsida*. C'est sous ce nom, inadéquat chez les *Liliopsida*, que BOYD (1932 : 194) en a indiqué les différentes modalités germinatives.

Chez les germinations admotives, nous avons vu que cette partie est rapidement supplantée par la croissance du bourgeon axillaire et de son propre système racinaire. Le secteur supra-axillaire étant lui-même éliminé, certains auteurs ont eu tendance à considérer ces parties comme étant de simples accessoires germinatifs du « blaste ». Nous avons rappelé, çà et là, que le fait de négliger ces premiers éléments de l'axe embryonnaire nuit à la compréhension de la structure réelle de la plantule des *Liliopsida*. Chez certaines germinations rémotives, dont l'axilla est située près de la base, le secteur infranodal est également rapidement remplacé par le système racinaire du bourgeon, comme chez nos *Allium* cultivés, par ex., et toutes autres espèces rosettées, bulbeuses, etc.

Inversement, il existe des plantules à germination rémotive, chez lesquelles le secteur infranodal est le premier à se développer et peut s'accroître variablement pour assurer l'implantation correcte de la jeune plante : émergence du bourgeon ou meilleur enracinement. Il remplit ainsi le rôle dévolu à l'hypoprophylle, ou autres entrenœuds du bourgeon axillaire dans les autres cas. Nous connaissons de telles germinations chez les *Commelinaceae* (Fig. 5), *Chlorophytum* (Fig. 5, *8*), *Iris, Luzula, Alisma* (Fig. 6), etc. ; et parmi les espèces ligneuses, *Cordylina* (Fisher & TOMLINSON, 1972), etc. Même chez ces espèces, le système racinaire initial est complété par les racines nodales du rameau axillaire, de sorte qu'il y a toujours d'importantes différences d'établissement entre les plantules des deux Classes d'Angiospermes.

BASE RADICULAIRE. — Le système racinaire de la plantule peut comporter trois éléments simultanés : 1) la base radiculaire ; 2) la (ou les) racine adventive du protocorme ; 3) la (ou les) racine adventive du nœud préfoliaire. Leur contribution respective dans les fonctions initiales de fixation et d'absorption est variable : a) la base radiculaire est pilifère et joue le premier rôle effectif ; b) ou bien la base radiculaire ne joue qu'un rôle extractif et c'est la racine endogène du protocorme qui intervient la première ; c) ou encore, chez les espèces à évolution séminale accélérée, les deux étapes précédentes sont (ou peuvent être) dépassées et c'est la racine du nœud préfoliaire qui est le premier élément effectif du système racinaire de la jeune plante.

La confusion organographique entre ces éléments est fréquente et se traduit par une confusion glossologique, le terme de « radicule » étant appliqué à la première racine adventive fonctionnelle.

Lorsque les bases radiculaires sont bien différenciées et pilifères, comme chez les *Commelinaceae*, par ex. (Fig. 5), ou s'allongent sensiblement au cours de la germination, chez les *Poaceae*, par ex. (Fig. 9, *7*), plusieurs auteurs supposent qu'il s'agit d'une exclusivité propre à leur sujet d'étude, à celui des Alismatales palustres, par ex. (Fig. 6, *7*), et beaucoup leur attribuent un nom particulier : « orbis », « garlande », « swollen collar », « coléorhize », etc.

C'est que, malgré d'excellents travaux particuliers, le traitement général de cette question n'a pas fait de progrès. Les premiers morphologistes acceptaient l'idée d'une endogénie générale de la « radicule » entourée d'une « gaine radiculaire », souvent homologuée à la « coléorhize protégeant la radicule » des *Poaceae*. Ils reconnaissaient plusieurs degrés à cette endogénie, selon que la première racine, lysigène ou non, se différencie profondément ou non. Même dans ce dernier cas la base radiculaire peut être pilifère et se distinguer de la première racine (*Cyperaceae, Triglochin*, etc.).

En résumé, la question du mythe cotylédonaire étant définitivement résolue, celle qui reste posée est la reconnaissance du degré d'homologie entre la base radiculaire de nos plantules et la radicule vraie des *Magnoliopsida*. Ce sujet, que nous faisons qu'évoquer ici [37], exigerait d'être repris dans son ensemble et dans l'esprit du protocorme ramifié.

VI. CONCLUSIONS

« *Il n'y a rien de plus difficile, à ce qu'il paroît, que lorsqu'une idée entre dans la science, elle parvienne au degré d'action suffisant, pour pénétrer jusques dans la partie didactique, et pour se vivifier en quelque sorte par ce moyen* ». J. W. DE GOETHE : La Métamorphose des Plantes (1831).

Notre conception de la plantule des *Liliopsida* (1957-58; 1982) ne résulte pas d'une interprétation qui s'ajouterait à beaucoup d'autres. Ce n'est pas davantage une théorie qui, pour être réfutée ou confirmée, exigerait des moyens d'investigation encore inexistants, ou qui serait basée sur des hypothèses phylogéniques invérifiables. Elle résulte de l'exacte compréhension de ce qu'est le développement chez les Cormophytes, tel que chacun, libéré d'idées préconçues, peut l'observer avec le seul secours de moyens optiques très ordinaires. Ces structures, abondamment décrites et figurées, ont malheureusement été interprétées selon le mythe cotylédonaire, qui voudrait que les deux Classes d'Angiospermes aient eu un même équipement cotylédonaire originel, puis aient été séparées par l'évolution du nombre des cotylédons.

A ce niveau de la botanique qu'est l'organographie, notre rôle, par le moyen des termes conventionnels dont nous disposons, tels que axe, feuille, etc., est de donner une définition correcte de la plantule, avant tout autre spéculation théorique éventuelle. Il est significatif que toutes les tentatives de justification d'une structure cotylédonaire, aient été contraintes à des démarches inductives hasardeuses, que nous pourrions résumer ainsi : « L'existence, chez les *Magnoliopsida*, de quelques espèces dont les deux cotylédons sont fusionnés, ou dont l'un d'eux est avorté, prouve que toutes les *Liliopsida* sont évolutivement monocotylées par ces mêmes processus »!

Notre démarche est inverse. Nous sommes partis du fait général que la préfeuille des axes feuillés correspond à une ramification; ayant reconnu l'homologie générale entre cette préfeuille et celle de la plantule, nous en avons déduit que celle-ci est constituée d'un axe terminé à ses deux extrémités, d'un bourgeon axillaire, et d'un système racinaire adventif. Bien que le paradigme cotylédonaire ait été normalisé par l'enseignement, livrant ainsi les botanistes aux cruelles incertitudes de l'origine, de la structure et de la position terminale ou latérale d'un

37. Nous ne donnons aucune référence bibliographique sur cette question.

cotylédon imaginaire, quelques auteurs ont émis des doutes sur cette interprétation. Ce fut d'abord JUSSIEU (1839) qui fit des remarques intéressantes à propos des *Lemnaceae* (voir p. 296). Puis REISSEK (1943), dont la note fut négligée, même des auteurs de langue allemande. Quant à SACHS (1862), il émit quelques critiques, sans proposer de solution, etc.

C'est BAILLON (1911) qui a tout dit, tant en ce qui concerne le remplacement de l'axe initial par un bourgeon, que celui de la radicule par un appareil racinaire adventif. Cette remarquable note, qu'aucun auteur n'a connue..... ou voulu connaître, avait été insérée, il est vrai, à une place inadéquate du Dictionnaire des Plantes. Je dois au seul hasard d'en avoir pris connaissance (JACQUES-FÉLIX, 1982*b*). Puis, selon TSVELEV (1983 : 18), SMIRNOV aurait fait, en 1953, allusion à la nature axiale du scutellum chez les *Poaceae*. Enfin, c'est en 1957 que j'ai compris la structure ramifiée de la plantule des *Poaceae*, en identifiant sa préfeuille, dite « coléoptile », à celle des axes végétatifs, puis en étendant aussitôt cette notion à l'ensemble des *Liliopsida* (1958*b*). Je n'ai rien à renier de cette approche, puisque la présente note en est le développement.

Nous n'avons pas à insister ici sur les répercussions d'une connaissance exacte de la plantule sur la classification et la phylogénie. Nous dirons seulement que la notion du protocorme n'intervient pas dans la classification interne des *Liliopsida.* En revanche, elle en confirme l'homogénéité, telle qu'elle est déjà suggérée par l'excellent critère de BENHKE (DAHLGREN & CLIFFORD, 1982 : 85), et admise par divers auteurs, DAHLGREN, CLIFFORD & YEO (1985), par ex. C'est-à-dire que tous les rapports de filiation entre *Magnoliopsida* et *Liliopsida*, basés sur de fausses interprétations de la plantule, sont en porte-à-faux et sont à rejeter.

Le seul caractère valable en embryologie comparée est très précisément celui du protocorme. Si l'idée d'une origine ptéridologique a été émise dès 1870 par HANSTEIN, et agréée depuis par quelques auteurs, tels que BURGER (1981), MESTRE & GUÉDÈS (1983), pour ne citer que deux références récentes, c'est surtout en établissant clairement l'homologie entre le protocorme des *Liliopsida* et le « pied » de la plantule de certaines Ptéridophytes (JACQUES-FÉLIX, 1958*b* : 336 ; 1982 : 32) que cette notion a été considérablement renforcée. Le protocorme ramifié ne doit donc pas être perçu comme la conséquence d'une « déchéance » de l'apex. Plus exactement, il y a passage d'une fonction apicale primaire à une fonction haustoriale, et on peut penser que c'est là le comportement initial du protocorme des *Liliopsida.* Cette ramification est effectivement la première de celles qui suivent chez les espèces sympodiales, largement représentées chez les *Liliopsida*, dont les apex passent périodiquement à l'état floral. Même les plus majestueux des Palmiers monocaules, ne sont eux-mêmes qu'un rameau de la plantule originelle.

Deux notions nous paraissent utiles à la compréhension des plantules et germinations chez les Angiospermes :

1) Celle de la préfeuille, qui permet de détecter le processus de ramification chez les *Liliopsida.*

2) Celle de l'embryon palingénétique, qui permet d'éliminer quelques faux problèmes. Parmi les *Liliopsida*, chez les *Orchidaceae*, par ex., est-ce bien important de rechercher si le bourgeon apical, qui se développe après action d'un endophyte, est gemmulaire ou adventif, les premières feuilles n'étant, de toute façon, aucunement cotylédonaire ? Parmi les *Magnoliopsida*, chez certaines Ranales par ex., est-ce bien préoccupant de savoir si les deux premiers membres foliaires qui, par définition, ne sont pas des cotylédons, sont opposés ou alternes ?

Enfin, tant en ce qui concerne le cotylédon que la préfeuille, nous avons eu à dénoncer çà et là le recours abusif à la phylogénie pour résoudre des problèmes qui relèvent de l'ontogénie.

Cette note, surtout consacrée à la préfeuille des *Liliopsida*, a été bien longue. Nous espérons cependant qu'elle rendra acceptable pour tous le concept du protocorme ramifié chez la plantule, et qu'elle mettra fin aux spéculations sur le « cotylédon ». Il y bien d'autres choses à faire en botanique que de se disputer sur un mythe.

BIBLIOGRAPHIE

ARBER, A., 1925. — *Monocotyledons; a morphological study*. Cambridge University Press.

BAILLON, H., 1891. — *Dictionnaire des Plantes* 3; art. Reproduction, p. 713 & suiv.

BAUDE, E., 1956. — Die embryoentwicklung von Stratiotes aloides. *Planta* 46 : 649-671.

BECCARI, O., 1870. — Nota sull'embrione delle Dioscoreaceae. *Nuovo Gior. Bot. Ital.* 2 : 149-155.

BEHNKE, H.-D., *in* DAHLGREN & CLIFFORD, 1982.

BIRADAR, N. V. & MAHABALE, T. S., 1968. — Studies on Palms : embryology of Phoenix robusta Hook. *Proc. Indian Acad. Sci.*, sect. B, 68 : 1-8.

BLASER, H. W., 1944. — Studies in the morphology of the Cyperaceae. II. The prophyll. *Amer. J. Bot.* 31 : 53-64.

BLODGETT, O. W., 1923. — The embryo of Lemna. *Amer. J. Bot.* 10 : 336-342 + pl. 28.

BOUREAU, E., 1957. — *Anatomie végétale*. 3 vol., Paris.

BOYD, L., 1932. — Monocotylous seedlings. Morphological studies in the post-seminal development of the embryo. *Trans. & Proc. Bot. Soc. Edinburgh* 31 : 1-286.

BOYD, L. & AVERY, G. S., 1936. — Grass seedling anatomy : The first internode of Avena and Triticum. *Bot. Gaz.* 97 : 765-769.

BRAUN, A., 1853. — *Das Individuum der Pflanze in seinem Verhältnis zur Species*. Berlin.

BROWN, W. V., 1960. — The morphology of the grass embryo. *Phytomorphology* 10 : 215-223.

BRUNEAU, A. & TURLIER, M.-F., 1971. — Structures monopodiale et sympodiale : étude de quelques exemples d'interprétation controversée. *Bull. Soc. Bot. France* 118 : 543-560.

BUGNON, F., 1967. — Comparaison des manifestations morphologiques de la polarité primaire dans les bourgeons axillaires, dérivés de la condition axillaire et adventifs. *Bull. Soc. Bot. France* 114 : 21-32.

BUGNON, F. & JOFFRIN, G., 1962. — Recherches sur la ramification de la pousse chez Vallisneria spiralis L. *Bull. Soc. Bot. France*, Mém. : 61-72.

BUGNON, F. & BONNARD, J., 1966. — Introduction à l'étude du système préfoliaire chez les Monocotylédones. *Bull. Sci. Bourgogne* 24 : 13-38.

BURGER, W. C., 1981. — Heresy revived : The Monocot Theory of Angiosperm origin. *Evolutionary Theory* 5 : 189-225.

BURKILL, I. H., 1949. — The ontogeny of the stem of Common Bryony, Tamus communis Linn. *J. Linn. Soc., Bot.* 53 : 313-382.

BUVAT, R., 1955. — Le méristème apical de la tige. *Ann. Biol. (Paris)* 31 : 596-656.

CHIKKANNAIAH, P. S., 1963. — Embryology of some members of the family Commelinaceae : Commelina subulata Roth. *Phytomorphology* 12 : 174-184.

CHOUARD, P., 1931. — Types de développement de l'appareil végétatif chez les Scillées. *Ann. Sci. Nat. Bot.*, sér. 10, 13 : 131-323.

CLIFFORD, H. T., 1970. — Monocotyledon classification with special reference to the origin of grasses (Poaceae). In New Research in Plant Anatomy. Suppl. 1 to *J. Linn. Soc., Bot.* 63 : 34-35.

CORNER, E. J. H., 1966. — *The natural history of palms.* 393 p., London.

DAHLGREN, R. M. T. & CLIFFORD, H. T., 1982. — *The Monocotyledons. A comparative study.* Academic Press, London, 377 p.

DAHLGREN, R. M. T., CLIFFORD, H. T. & YEO, P. F., 1985. — *The Families of the Monocotyledons.* 520 p.

DAHLGREN, R. M. T. & RASMUSSEN, F. N., 1983. — Monocotyledon Evolution : Characters and Phylogenetic Estimation. *Evolutionary Biol.* 16 : 255-395.

DAVIS, G. L., 1966. — *Systematic embryology of the Angiosperms.*

DENNE, M. P., 1959. — Leaf development in Narcissus pseudonarcissus L. The stem apex. *Ann. Bot.* 23 : 121-129.

DIDRICHSEN, A., *in* BOYD, 1932.

DUTAILLY, G., 1875. — Observations sur l'Aponogeton distachyum. *Cong. Assoc. Fr. Avanc. Sci. Nantes* 1875 : 707-724, 2 pl.

DUTAILLY, G., 1879. — Sur la préfeuille des Graminées. *Bull. Mens. Soc. Linn. Paris* : 213-214.

EBELING, M., 1885. — Die Saugorgane bei der Keimung endospermhaltiger Samen. *Flora* 68 : 179-194, pl. III.

EICHLER, A. W., 1875 (2ᵉ éd. 1964). — *Blutendiagramme*, vol. I, 347 p.

EMBERGER, L., 1960. —Les végétaux vasculaires. *In* CHADEFAUD & EMBERGER, *Traité de Botanique* 2. Masson, Paris, 1539 p.

ESAU, L., 1977. —*Anatomy of seed plants.*

EVANS, W. E., *in* BOYD, 1932.

FISHER, J. B. & TOMLINSON, P. B., 1972. — Morphological studies in Cordyline (Agavaceae). II. Vegetative morphology of Cordyline terminalis. *J. Arnold Arbor.* 53 : 113-127.

GAERTNER, J., 1788. — *De fructibus et seminibus Plantarum.*

GATIN, C. L., 1905 (1906). — Recherches sur la germination des Palmiers. *Ann. Sci. Nat. Bot.*, sér. 9, 3 : 189-314.

GATIN, C. L., 1908. — Recherches anatomiques sur l'embryon et la germination des Cannacées et des Musacées. *Ann. Sci. Nat. Bot.*, sér. 9, 8 : 113-145 + 2 pl.

GATIN, C. L., 1921. — Première contribution à l'étude de l'Embryon et de la Germination des Aracées. *Ann. Sci. Nat. Bot.*, sér. 10, 3 : 145-180.

GOEBEL, K., 1921. — Zur Organographie der Lemnaceen. *Flora* 114 : 278.

GOETHE, J. W. de, 1831. — *La Métamorphose des Plantes* (bilingue), 240 p.

GRAVIS, A., 1898. — Recherches anatomiques et physiologiques sur Tradescantia virginica. *Mém. Couron. Acad. Roy. Sci. Belg.* 57 : 1-304 + 27 pl.

GRAVIS, A., 1943. — Observations anatomiques sur les embryons et les plantules. *Lejeunia*, Mém. nº 3 : 180 p. ; Liliopsida : pl. 42-48.

GROOTJEN, C. J. & BOUMAN, F., 1981. — Development of ovule and seed in Standfieldiella imperforata (Commelinaceae). *Acta Bot. Neerl.* 30 (4) : 265-275.

GUÉDÈS, M., 1968. — Sur l'interprétation du coléoptile des Graminées. *C. R. Acad. Sc. Paris* 267 : 306-308.

GUIGNARD, J.-L., 1961*a*. — Cypéracées. Développement de l'embryon chez le Cyperus vegetus Willd. *C. R. Acad. Sc. Paris* 252 : 2125-2127.

GUIGNARD, J.-L., 1961*b*. — Embryogénie des Palmiers. Développement de l'embryon chez le Chamaerops humilis L. *C. R. Acad. Sc. Paris* 253 : 1834-1836.

GUIGNARD, J.-L., 1962. — Recherches sur l'embryogénie des Graminées ; rapports des Graminées avec les autres Monocotylédones. *Ann. Sci. Nat. Bot.*, sér. 12, 2 : 491-610 (Thèse 1961).

GUIGNARD, J.-L., 1963. — Embryogénie des Aracées. Développement de l'embryon chez le Pistia stratiotes L. *C. R. Acad. Sc. Paris* 257 : 1139.

GUTTENBERG, H. von, 1960. — Embryologische Studien von Monocotyledonen. 3. Die Embryogenese von Triglochin maritimum L., Arum maculatum L. und Typha latifolia L. *Flora* 149 : 243-281.

GUTTENBERG, H. von & SEMLOW, A., 1957. — Die Entwicklung des Embryos und des Keimpflanze von Cyperaceen. *Botanische Studien* 7 : 127-141.

HACCIUS, B. & LAKSHMANAN, K. K., 1966. — Vergleichende Untersuchung der Entwicklung von Kotyledo und Sprobscheitel bei Pistia stratiotes und Lemna gibba ein Beitrag zum Problem der sogenannten terminalen Blattorgane. *Beitr. Biol. Pfl.* 42 : 425-443.

HACCIUS, B. & PHILIP, V. J., 1979. — Embryo Development in Cocos nucifera L. A Critical Contribution to a General Understanding of Palm Embryogenesis. *Pl. Syst. Evol.* 132 : 91-106.

HAINES, R. W., 1968. — Prophylls and branching in Cyperaceae. *J. E. African Nat. Hist. Soc.* 26 : 51-70.

HAINES, R. W. & LYE, K. A., 1979. — Monocotylar seedlings : a review of evidence supporting an origin by fusion. *J. Linn. Soc., Bot.* 78 : 123-140.

HANSTEIN, J., 1870. — Die Entwicklung des Keimes der Monocotylen und Dikotylen. *Bot. Abh.* 1 : 1-110.

HEGELMAIER, F., 1868. — *Die Lemnaceen. Eine monographische Untersuchung.* Leipzig, 169 p.

HILL, A. W., 1906. — The morphology and seedling structure of the geophilous species of Peperomia together with some views on the origin of Monocotyledons. *Ann. Bot.* 20 : 395-427.

HOFMEISTER, W., 1861. — Neue Beiträge zur Kenntnis der Embryobildung der Phanerogamen. II. Monokotyledonen. *Abh. Math. Phys. Cl. Kgl. Sächs. Ges. Wiss.* 6 : 535-672 ; 7 : 629-760.

HUA, H., 1892. — Le rhizome de Paris quadrifolia est-il sympodique ou monopodique. *J. Bot.* (Morot édit.) 6 : 161-166.

IRMISCH, Th., 1856. — *Beitr. vergl. Morph. Pfl.* 3 : pl. VII.

IRMISCH, Th., 1874. — *Beitr. vergl. Morph. Pfl.* 5 : pl. XIX.

JACQUES-FÉLIX, H., 1957 & 1958*a*. — Sur une interprétation nouvelle de l'embryon des Graminées : La nature axillaire de la gemmule. *C. R. Acad. Sci. Paris* 245 : 1260-1263. — La nature adventive des racines séminales. *C. R. Acad. Sci. Paris* 245 : 2085-2088. — Conséquences terminologiques et rapports avec les autres types d'embryons. *C. R. Acad. Sci. Paris* 246 : 150-153.

JACQUES-FÉLIX, H., 1958*b*. — Evolution des idées sur l'embryon des Gramineae. *83e Congrès des Sociétés Savantes, Poitiers*, 1958 : 323-327.

JACQUES-FÉLIX, H., 1962. — *Les Graminées d'Afrique tropicale.* Paris, 345 p.

JACQUES-FÉLIX, H., 1982*a*. — Les Monocotylédones n'ont pas de cotylédon. *Bull. Mus. Natn. Hist. Nat., Paris*, 4e sér., sect. B, *Adansonia*, 4 : 3-40.

JACQUES-FÉLIX, H., 1982*b*. — Les idées méconnues de Henri Baillon sur la structure de l'embryon des Monocotylédones. *C. R. Acad. Sci. Paris* 295 : 255-257.

JACQUES-FÉLIX, H., 1985. — Organographie comparée des plantules de Zosteraceae et de Poaceae (Liliopsida) : Rapports phylogéniques entre ces deux familles. *Bull. Mus. Natn. Hist. Nat., Paris*, 4e sér., sect. B, *Adansonia*, 7 : 377-383.

JACQUES-FÉLIX, H., LETOUZEY, R. & SATABIÉ, B., 1982. — Note sur le stipe hypogé du Raphia regalis Becc. *Bull. Mus. Natn. Hist. Nat., Paris*, 4e sér., sect. B, *Adansonia*, 4 : 161-176.

JAEHN, F. & ROUX, J., 1986. — Architecture et cycle annuel du colchique adulte. *Bull. Soc. Bot. France* 133, Lettres bot. (3) : 225-233.

JUGUET, M., 1971. — *Embryogénie des Cyperaceae et des familles voisines. Application à la connaissance de l'embryon des Monocotylédones et à la Systématique.* Thèse, Amiens, 300 p. miméograph.

JUSSIEU, Ad. de, 1839. — Mémoire sur les Embryons monocotylédonés. *Ann. Sci. Nat. Bot.*, sér. 2, 11 : 341-361 + 1 pl. h.t.

KAUL, R. B., 1978. — Morphology of germination and establishment of aquatic seedling in Alismataceae and Hydrocharitaceae. *Aquatic Bot.* 5 : 139-147.

KLEBS, G., 1881-1885. — *Beiträge zur Morphologie und Biologie der Keimung.* Unters. Bot. Inst. Tübing.

KULKARNI, K. M. & MAHABALE, T. S., 1974. — Studies on palms. Embryology of Livistona chinensis R. Br. *Proc. Indian Acad. Sci.*, sect. B, 80 : 1-17.

LAKSHMANAN, K. K., 1978. — Studies on the development of Commelina benghalensis, III. Cotyledon. *Phytomorphology* 28 : 253-261.

LAWALRÉE, A., 1952. — L'Embryologie des Lemnaceae. Observations sur Lemna minor L. *La Cellule* 54 (3) : 303-326, 3 pl.

LAWTON, J. R. & LAWTON, S., 1967. — The morphology of the dormant embryo and the young seedling of five species of Dioscorea from Nigeria. *Proc. Linn. Soc. Lond.* 178 : 153-160.

LEDIN, R. B., 1954. — The vegetative shoot apex of Zea mays. *Amer. J. Bot.* 41 : 11-17.

LEVACHER, Ph., 1970. — La croissance du Perce-neige (Galanthus nivalis L.), et la position superposée de la préfeuille du bourgeon de remplacement. *C. R. Acad. Sci. Paris* 271 : 1079-1082.

LONGEVIALLE, M., 1973. — Compléments d'informations apportés par l'étude des surfaces en embryogénie. Application à l'étude du développement embryonnaire chez Asparagus officinalis L. *Mém. Soc. Bot. France* : 367-382.

LOTSY, J, P., 1911. — *Vorträge über botanische Stammesgeschichte. III, Cormophyta Siphonogamia.*

MAHESHWARI, S. C. & BALDEV, B., 1958. — A contribution to the morphology and embryology of Commelina forskalaei Vahl. *Phytomorphology* 8 : 277-298.

MAHESHWARI, S. C. & KAPIL, R. N., 1963. — Morphological and embryological studies on the Lemnaceae. *Amer. J. Bot.* 50 : 677-686.

MALPHIGI, M., *in* PLANTEFOL, 1976.

MARTIN, A. C., 1946. — The comparative internal Morphology of Seeds. *Amer. Midl. Natur.* 36 (3) : 513-600.

MARTIUS, C. F. P. von, 1823-1840. — *Historia Naturalis Palmarum.*

MESTRE, J.-C. & GUÉDÈS, M., 1983. — Nature et signification phylogénétique du cotylédon. *Bull. Soc. Bot. France*, Actual. bot., 130 (3-4) : 7-22.

MIRBEL, C. F., 1809. — Observations sur la germination de l'oignon et de l'asperge. *Ann. Mus. Natn. Hist. Nat.* 13 : 156-158, pl. 13 & 14.

MIRBEL, C. F., 1810. — Examen de la division des végétaux en endorhizes et exorhizes. *Ann. Mus. Natn. Hist. Nat.* 16 : 419.

MIRBEL, C. F., 1815. — *Eléments de Physiologie végétale et de Botanique.*

MULLENDORE, N., 1935. — Anatomy of the seedling of Asparagus officinalis. *Bot. Gaz.* 97 : 356-375.

MÜLLER-DOBLIES, D., 1971. — Galanthus ist doch sympodial gebaut! *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 84 : 665-682.

NAGARAJA RAO, A., 1953. — Embryologie of Dioscorea oppositifolia. *Phytomorphology* 3 : 121-126.

PETIT-THOUARS, A. Aubert du, 1819. — *Cours de Phytologie ou de Botanique générale.*

PLANTEFOL, L., 1962. — Structure et fonctionnement du méristème terminal de la tige. *Bull. Soc. Bot. France*, Mém. : 3-14.

PLANTEFOL, L., 1976. — Sur l'emploi scientifique correct du mot : plantule. *C. R. Acad. Sci. Paris* 282 (Vie académique : 23-28).

POITEAU, A., 1809. — Mémoire sur l'Embryon des Graminées, des Cypéracées et du Nelumbo. *Ann. Mus. Natn. Hist. Nat.* 13 : 381-400, pl. 28 & 29.

RAO, C. V., 1959. — Contribution to the embryology of Palmae. II. Ceroxylinae. *J. Indian Bot. Soc.* 38 : 46-75.

RAYNAL, J., 1971. — Quelques notes morphologiques sur les Cypéracées. *Mitt. Bot. Staatssamml. München* 10 : 589-603.

REEDER, J., 1956. — The embryo of Jouvea pilosa as further evidence for the foliar nature of the coleoptile. *Bull. Torrey Bot. Club* 83 : 1-4.

REISSECK, S., 1843. — Monocotyledonischer Embryo. *Bot. Zeit.* 1 : 611-614.

RICHARD, L.-C., 1811. — Analyse botanique des embryons endorhizes ou monocotylédonés, et particulièrement celui des Graminées. *Ann. Mus. Natn. Hist. Nat.* 17 : 223-251 ; 442-487 + 6 pl. h.t.

ROBBINS, W. W. & BORTHWICK, H. A., 1925. — Development of the seed of Asparagus officinalis. *Bot. Gaz.* 80 : 426-438.

ROBERTSON, B. L., 1976. — Embryology of Jubaeopsis caffra Becc. III. Endosperm and embryogeny. *J. S. African Bot.* 42 : 285-299.

ROTH, I., 1955. — Zur morphologischen Deutung des Grasembryos und verwandter Embryotypen. *Flora* 142 : 564-600.

ROTH, I., 1957. — Histogenese und Entwicklungsgeschichte des Triticum-Embryos. *Flora* 144 : 163-212 + 2 pl.

RÜTER, E., 1918. — Über Vorblattbildung bei Monokotylen. *Flora* 110 : 193-261.

SACHS, J., 1862. — Zur Keimungsgeschichte der Dattel. *Bot. Zeit.* 20 : 241-246 & 249-251, *tab. IX.*

SAINT-HILAIRE, A. Prouvençal de, 1841. — *Leçons de botanique comprenant principalement la morphologie végétale...* Paris.

SARGANT, E., 1903. — A theory of the origin of Monocotyledons funded on the structure of their seedlings. *Ann. Bot.* 17 : 1-92.

SARGANT, E. & ARBER, A., 1915. — The Comparative Morphology of the Embryo and Seedling in the Graminae. *Ann. Bot.* 29 : 161-222.

SCHLEIDEN, M. J., 1837. — Uber Bildung des Eichens und Entstehung des Embryos bei den Phanerogamen, mit Steindrucktafeln. *Acta Acad. Leopold. Carol. Naturae Curiosorum* 19 : 27-58.

SCHLEIDEN, M. J., 1839. — Sur la formation de l'ovule et l'origine de l'embryon dans les Phanérogames. *Ann. Sci. Nat., Bot.*, sér. 2, 11 : 139-141 + 3 pl. h.t.

SCHLICKUM, A., 1896. — Morphologischer und anatomischer Vergleich der Kotyledonen und ersten Laubblätter der Keimpflanzen der Monokotylen. *Bibl. Bot.* 35 : 1-88.

SCHNEIDER, M., 1932. — Untersuchungen über die Embryobildung undentwicklung der Cyperaceen. *Beih. Bot. Centralbl.* 49 (1) : 649-674, 41 fig.

SHAH, C. K., 1962. — Studies in germination. I, Carex wallichiana Prescot. *J. Indian Bot. Soc.* 41 : 551-556.

SHAH, C. K., 1965. — Embryogeny in some Cyperaceae. *Phytomorphology* 15 : 1-9.

SHARMAN, B. C., 1945. — Leaf and bud initiation in the Gramineae. *Bot. Gaz.* 103 (3) : 269-289.

SMIRNOV, P. A., *in* TSVELEV, 1983.

SMIRNOVA, E. S., 1964. — Types morphologiques de graines de plantes (Types monocotylédones). *Bull. Jard. Bot. Princip. URSS* 55 : 71-81 (en russe).

SOLMS-LAUBACH, H. Graf zu, 1878. — Ueber Monocotyle Embryonen mit scheitelbürtigen Vegetationspunkt. *Bot. Zeit.* 36 (5) : 65-74 ; (6) : 81-91 + tab. IV (1-27).

SOUÈGES, R., 1924. — Embryogénie des Graminées. Développement de l'embryon chez le Poa annua L. *C. R. Acad. Sci. Paris* 178 : 860-862.

SOUÈGES, R., 1958. — Embryogénie des Commélinacées. Développement de l'embryon chez le Commelina communis L. *C. R. Acad. Sc. Paris* 246 : 2082-2086.

SOUÈGES, R., 1959. — Embryogénie des Lemnacées. Développement de l'embryon chez le Lemna minor L. *C. R. Acad. Sci. Paris* 248 : 1896.

SUBRAMANYAM, K. & NARAYANA, H. S., 1972. — Some aspects of the floral morphology and embryology of Flagellaria indica Linn. *Adv. Pl. Morph.* : 211-217.

SURKOV, V. A., *in* TSVELEV, 1983.

THISELTON-DYER, W. T., 1910. — Germination of the Double Coco-nut. *Ann. Bot.* 24 : 223-230.

TIEGHEM, Ph. van, 1897. — Morphologie de l'embryon et de la plantule chez les Graminées et les Cypéracées. *Ann. Sci. Nat., Bot.*, sér. 8, 3 : 259-309.

TOMLINSON, P. B., 1960. — Essays on the Morphology of Palms. I. Germination and the seedling. *Principes* 4 (2) : 56-61.

TOMLINSON, P. B., 1970. — Monocotyledons-towards and understanding of their morphology and anatomy. *Advances in Botanical Research* 3 : 207-309.

TOMLINSON, P. B., 1979. — Juvénilité et néoténie chez les Monocotylédones. *Bull. Soc. Bot. France* 126, Actual. bot. : 227-232.

TROLL, W., 1937. — *Vergleichende Morphologie des höheren Pflanzen.* I. Vegetationsorgane.

TROLL, W., 1962. — Uber die « Prolificitat » von Chlorophytum comosum. *Neue Hefte Morphol.* 4 : 9-68.

TSVELEV, N. N., 1983. — *Grasses of the Soviet Union.* 2 vol. (éd. originale en russe, 1976).

TURPIN, P. J. F., 1819. — Mémoire sur l'inflorescence des Graminées et des Cypéracées... *Mém. Mus. Hist. Nat.* 5 : 426-492.

TURPIN, P. J. F., 1820. — *Essai d'une iconographie élémentaire et philosophique des Végétaux...*

TURPIN, P. J. F., 1837. — *Esquisse d'organographie végétale fondée sur le principe d'unité de composition organique et d'évolution rayonnante ou centrifuge pour servir à prouver l'identité des Organes appendiculaires des Végétaux et la Métamorphose de Goethe.*

VALLADE, J., 1966. — Aspect morphologique et cytologique de l'embryon quiescent d'Elaeis guineensis Jacq. *C. R. Acad. Paris* 262 : 856-859.

VEH, R. von, 1930. — Untersuchungen und Betruchtugen zum Blattstellungsproblem. *Flora* 25 : 83-153.

VANHECKE, L., 1974. — Embryography of some general of Cladiinae and the Gahniinae (Cyperaceae) with additional notes on their fruit anatomy. *Bull. Jard. Bot. Natl. Belg.* 44 : 367-400.

VEKEN, P. van der, 1965. — Contribution à l'embryographie systématique des Cyperaceae-Cyperoideae. *Bull. Jard. Bot. Etat* 35 : 285-354.

VELENOWSKY, J., 1905-1913. — *Vergleichende Morphologie der Pflanzen.* 2 vol. + suppl.

YAMASHITA, T., 1970. — Eigenartige Wurzelanlage des Embryos bei Lilaea subulata Humb. & Bonpl. und Triglochin maritimum L. *J. Fac. Sci. Univ. Tokyo*, sect. 3, 10 (11) : 181-205.

YAMASHITA, T., 1983. — Embryo-und Wurzelentwicklung bei Commelina communis mit besonderer Berücksichtigung der Coleorrhiza. *Int. Symp. Gumpenstein, 1982.* Irdning : 21-32.

YAKOVLEV, M. S. & ZHUKOVA, G. Y., 1980. — Chlorophyll in embryos of Angiosperm seeds, a review. *Bot. Not.* 133 (3) : 323-336.

Achevé d'imprimer le 27 janvier 1989.

Le Bulletin du 2^e trimestre de l'année 1988 a été diffusé le 14 octobre 1988.

IMPRIMERIE NATIONALE

8 564 003 5

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Fondé en 1895, le *Bulletin du Muséum d'Histoire Naturelle* est devenu à partir de 1907 : *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*. Des travaux originaux relatifs aux diverses disciplines scientifiques représentées au Muséum y sont publiés. Il s'agit essentiellement d'études de Systématique portant sur les collections conservées dans ses laboratoires, mais la revue est également ouverte, depuis 1970 surtout, à des travaux traitant de divers aspects de la Science : biologie, écologie, etc.

La *1re série* (années 1895 à 1928) comprend un tome par an (t. 1 à 34), divisé chacun en fascicules regroupant divers articles.

La *2e série* (années 1929 à 1970) a la même présentation : un tome (t. 1 à 42), six fascicules par an.

La *3e série* (années 1971 à 1978) est également bimestrielle. Le *Bulletin* est alors divisé en cinq Sections et les articles paraissent par fascicules séparés (sauf pour l'année 1978 où ils ont été regroupés par fascicules bimestriels). Durant ces années chaque fascicule est numéroté à la suite (nos 1 à 522), ainsi qu'à l'intérieur de chaque Section, soit : Zoologie nos 1 à 356 ; Sciences de la Terre, nos 1 à 70 ; Botanique, nos 1 à 35 ; Écologie générale, nos 1 à 42 ; Sciences physico-chimiques, nos 1 à 19.

La *4e série* débute avec l'année 1979. Le *Bulletin* est divisé en trois Sections : A : Zoologie, biologie et écologie animales ; B : Botanique (fusionnée en 1981 avec la revue *Adansonia*) ; C : Sciences de la Terre, paléontologie, géologie, minéralogie. La revue est trimestrielle ; les articles sont regroupés en quatre numéros par an pour chacune des Sections ; un tome annuel réunit les trois Sections.

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Collection à périodicité irrégulière, se subdivisant depuis 1950 en quatre séries spécialisées : A, Zoologie ; B, Botanique ; C, Sciences de la Terre ; D, Sciences physico-chimiques.

Dernières parutions dans la série B :

T. 28. Roquebert, M.-F. — Analyse des phénomènes pariétaux au cours de la conidiogenèse chez quelques champignons microscopiques. 1981, 79 p., 23 f. de pl. : 14 fig., 4 tabl.

T. 29. Keddam-Malplanche, M. — Le pollen et les stomates des Gardéniées (Rubiacées) du Gabon ; Morphologie et tendances évolutives. 1985, 109 p., 45 fig., 16 pl., 18 tabl.

T. 30. Allorge, L. — Monographie des Apocynacées-Tabernaemontanoïdées américaines. 1985, 216 p., 76 pl.

T. 31. Poncy, O. — Le genre Inga (Légumineuses, Mimosoideae) en Guyane française. 1985, 153 p., 37 fig., 11 pl.

PUBLICATIONS DE L'ASSOCIATION DE BOTANIQUE TROPICALE (A.B.T.)

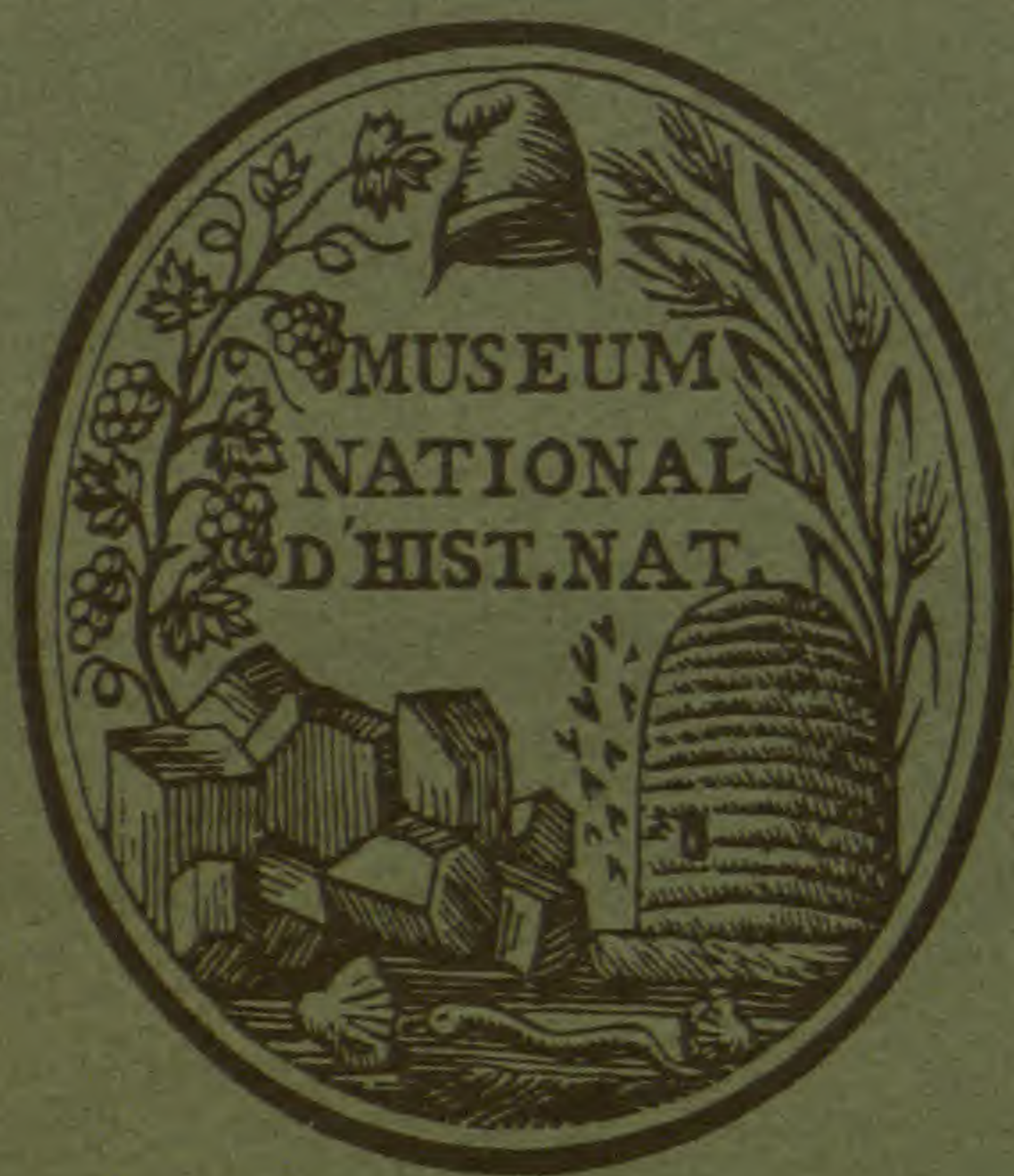
(Laboratoire de Phanérogamie du Muséum, 16, rue Buffon, 75005 Paris, tél. 43.36.47.25. CCP La Source 33.075.20 W).

— Flore de Madagascar et des Comores, 92 vol. parus.
— Flore du Gabon, 29 vol. parus.
— Flore du Cambodge, Laos et Viêt-Nam, 23 vol. parus.
— Flore de Nouvelle-Calédonie et dépendances, 15 vol. parus.
— Flore du Cameroun, 29 vol. parus (les 20 premiers). Commercialisée par le Cameroun à partir du vol. 21. (S'adresser à Monsieur le Directeur de l'Herbier National, B.P. 1601, Yaoundé).

PUBLICATIONS DE L'ASSOCIATION DES AMIS DES CRYPTOGAMES (A.D.A.C.)

(Laboratoire de Cryptogamie du Muséum, 12, rue Buffon, 75005 Paris, tél. 43.31.35.21).

— Cryptogamie, Mycologie (CCP Paris 6.193.02 K)
— Cryptogamie, Bryologie et Lichénologie (CCP Paris 4.481.43 T)
— Cryptogamie, Algologie (CCP Paris 14.522.31 T)


MUSEUM
NATIONAL
D'HIST. NAT.

ISSN 0240-8937

QK1
.B9221

BULLETIN
du MUSÉUM NATIONAL
d'HISTOIRE NATURELLE

PUBLICATION TRIMESTRIELLE

SECTION B

ADANSONIA

botanique

phytochimie

4e SÉRIE T. 10 1988 N° 4

Octobre-Décembre 1988

BULLETIN
du
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
57, rue Cuvier, 75005 Paris

Directeur : Professeur E. R. BRYGOO

Section B : ADANSONIA (BOTANIQUE)

Directeur : Professeur PH. MORAT, Laboratoire de Phanérogamie.
Rédacteur : J. JÉRÉMIE.
Comité de lecture : J. BOSSER, Paris ; E. BOUREAU, Paris ; F. EHRENDORFER, Vienne ; F. R. FOSBERG, Washington ; F. HALLÉ, Montpellier ; N. HALLÉ, Paris ; J.-L. HAMEL, Paris ; V. H. HEYWOOD, Reading ; L. A. S. JOHNSON, Sydney ; S. JOVET, Paris ; C. KALKMAN, Leiden ; L. LACOSTE, Paris ; J.-F. LEROY, Paris ; A. LE THOMAS, Paris ; R. LETOUZEY, Paris ; D. MOLHO, Paris ; R. E. G. PICHI-SERMOLLI, Perugia ; P. H. RAVEN, St Louis ; R. SCHNELL, Paris ; A. TAKHTAJAN, Léningrad ; M. VAN CAMPO, Montpellier.

La revue publie des articles en français ou en anglais, consacrés aux divers aspects de la botanique : systématique, biologie, écologie, anatomie, palynologie, phytochimie, etc.

Recommandations aux auteurs

Les manuscrits doivent être adressés directement à la Rédaction d'Adansonia, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 PARIS, tél. 43.36.47.25. Ils sont examinés par les responsables de la revue, puis soumis à des rapporteurs.

Le texte doit être *dactylographié*, en double interligne, et se conformer aussi strictement que possible à la présentation de la revue, tout particulièrement en ce qui concerne les *têtes d'articles* (titres, résumés français-anglais, adresse), les *citations bibliographiques*, les *listes de synonymes*, les *clés*.

La nomenclature utilisée devra respecter les règles du Code International de Nomenclature Botanique. La citation des auteurs doit être complète et non abrégée. Dans le texte, les références bibliographiques sont réduites aux noms d'auteurs suivis de la date de publication, renvoyant ainsi aisément à la liste bibliographique de fin d'article. Celle-ci doit être présentée par ordre alphabétique des noms d'auteurs, et chronologique pour les travaux d'un même auteur. Les références doivent être complètes : auteur(s), date, titre d'article, ouvrage ou revue, volume, pages, planches.

Dans le texte, aucun mot ne doit apparaître en majuscules, et seuls doivent être soulignés les groupes de mots que l'auteur désire faire ressortir en italiques.

Illustrations : Le format maximum des illustrations publiées est de 170 × 145 mm. Les dimensions des originaux devront donc être proportionnelles à celles des illustrations imprimées. Les dessins et les cartes doivent être réalisés sur bristol blanc ou calque ; les photographies seront le plus nettes possible, sur papier blanc brillant. Les figures constituant les éléments d'une même planche doivent être numérotées en chiffres arabes.

Tirés à part : 50 tirés à part seront fournis gratuitement par article.

S'adresser :

— pour la RÉDACTION, à Adansonia, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 Paris, tél. 43.36.47.25.
— pour les ABONNEMENTS et ACHATS, au Service de vente des Publications du Muséum, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris, tél. 43.31.71.24 ; 43.31.95.60. CCP Paris 9062-62.
— pour les ÉCHANGES, à la Bibliothèque Centrale du Muséum national d'Histoire naturelle, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris, tél. 43.31.71.24 ; 43.31.95.60.

Abonnements pour l'année 1988 (Prix h.t.)

Abonnement général (Section A, B, C) : 1575 F.
SECTION A : Zoologie, biologie et écologie animales : 900 F.
SECTION B : *Adansonia*, botanique : 420 F.
SECTION C : Sciences de la Terre, paléontologie, géologie, minéralogie : 420 F.

Numéro d'inscription à la Commission paritaire des publications et agences de presse : 1404 AD

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
4e série, **10**, 1988, section B, *ADANSONIA*, n° 4.

SOMMAIRE — *CONTENTS*

PONCY, O. — Studies on the Flora of the Guianas 38. Quatre espèces nouvelles d'Aristolochia (Aristolochiaceae) de Guyane française, et remarques nomenclaturales concernant une espèce d'Aublet 337

Studies on the Flora of the Guianas 38. Four new species of Aristolochia (Aristolochiaceae) from French Guiana, and nomenclatural remarks on a species described by Aublet.

HEDRÉN, M. — Variation within Justicia diclipteroides s. lat. (Justicia sect. Harnieria, Acanthaceae) 345

Variation dans le groupe Justicia diclipteroides s. lat. (Justicia sect. Harnieria, Acanthaceae).

VILLIERS, J.-F. — Une nouvelle espèce du genre Leptaulus Bentham (Icacinaceae) à Madagascar 369

A new species of Leptaulus Bentham (Icacinaceae) from Madagascar.

RAKOTONDRAINIBE, F. — Quelques nouveautés de la flore ptéridologique de Madagascar 373

Some novelties in the Pteridophyte flora of Madagascar.

DEROIN, T. — Biologie florale d'une Annonacée introduite en Côte d'Ivoire : Cananga odorata (Lam.) Hook. f. & Thoms. 377

Floral biology of an Annonaceae introduced in Ivory Coast : Cananga odorata (Lam.) Hook. f. & Thoms.

BOUDOURESQUE, E. — Une espèce répandue mais nouvelle d'Afrique tropicale : Grewia fabreguesii E. Boudouresque sp. nov. (Tiliaceae). Comparaison avec G. flavescens Juss. 395

A widespread but new species from tropical Africa : Grewia fabreguesii E. Boudouresque sp. nov. (Tiliaceae). Comparison with G. flavescens Juss.

SIMÓN, L. E. — Chenopodium dunosum Simón sp. nov. (Chenopodium L. sous-genre Ambrosia A. J. Scott, Chenopodiaceae) de l'Amérique du Sud 407

Chenopodium dunosum Simón sp. nov. (Chenopodium L. sub-genus Ambrosia A. J. Scott, Chenopodiaceae) of South America.

MISSOURI BOTANICAL

MAY 15 1989

GARDEN LIBRARY

Barabé, D. & Forget, S. — Anatomie des fleurs fertiles et stériles de Zamioculcas (Araceae) 411

Anatomy of fertile and sterile flowers in Zamioculcas (Araceae).

Bourreil, P. J. L., Viano, J. & Popoff, M. — Contribution à l'étude de l'environnement, de la phénologie et de la caryologie d'Aristida kerstingii Pilger, graminée ouest-africaine 421

Contribution to the study of the environment, phenology and karyology of Aristida kerstingii Pilger, a west-african grass.

Veldkamp, J. F. & Scholz, H. — The identity of Panicum tenellum Lam. (Gramineae) 435

L'identité de Panicum tenellum Lam. (Gramineae).

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4[e] sér., **10**, 1988,
section B, *Adansonia*, n° 4 : 337-344.

Studies on the Flora of the Guianas 38. Quatre espèces nouvelles d'*Aristolochia* (*Aristolochiaceae*) de Guyane française, et remarques nomenclaturales concernant une espèce d'Aublet

O. Poncy

Résumé : La description de quatre nouvelles espèces guyanaises du genre *Aristolochia* : *A. bukuti sp. nov., A. cremersii sp. nov., A. flava sp. nov.* et *A. guianensis sp. nov.*, est suivie d'une mise au point nomenclaturale sur *Abuta amara* Aublet.

Summary : The description of four new species of *Aristolochia* from French Guyana : *A. bukuti sp. nov., A. cremersii sp. nov., A. flava sp. nov.* and *A. guianensis sp. nov.*, is followed by a discussion of the status of *Abuta amara* Aublet.

Odile Poncy, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 Paris, France.

La révision de la famille des *Aristolochiaceae* pour la Flore des Guyanes a mis en évidence 4 espèces du genre *Aristolochia* (seul genre représentant cette famille dans la région) provenant de Guyane française. Pour deux d'entre elles, les spécimens étudiés ne comportent pas de fruit : cependant les caractères carpologiques sont très homogènes dans le genre *Aristolochia*, de sorte que nous pensons pouvoir sans inconvénient majeur les proposer en tant qu'espèces nouvelles. Ces descriptions sont suivies d'une mise au point nomenclaturale au sujet de *Abuta amara* Aublet, qui est en fait une aristoloche pour laquelle nous proposons une combinaison nouvelle.

Aristolochia bukuti, *sp. nov.* — Fig. 1.

Pseudostipula absens; racemi brevis, cauliflori; lobus perianthii cordatus, violaceo-fuscus et flavo-maculosus; ab A. staheli *differt perianthio parviore.*

Type : *Poncy 536*, Guyane française, Riv. Arataye (fl., fr.), 10.8.1983 (holo-, P; iso-, CAY, US).

Liane ligneuse de 1,5-2 cm de diamètre, à écorce subérifiée, sillonnée longitudinalement; tige feuillée assez épaisse (0,3-0,4 cm) portant un fin tomentum caduc; pseudostipules absentes. Feuilles : pétiole volubile épais (L = 5-7 cm); limbe triangulaire très large (L = 11-16 cm, l = 15-20 cm), épais, face supérieure glabre, lisse et brillante, face inférieure grisâtre, pubescente; base droite ou légèrement cordée, les nervures basales formant le bord du limbe; apex aigu à faiblement acuminé.

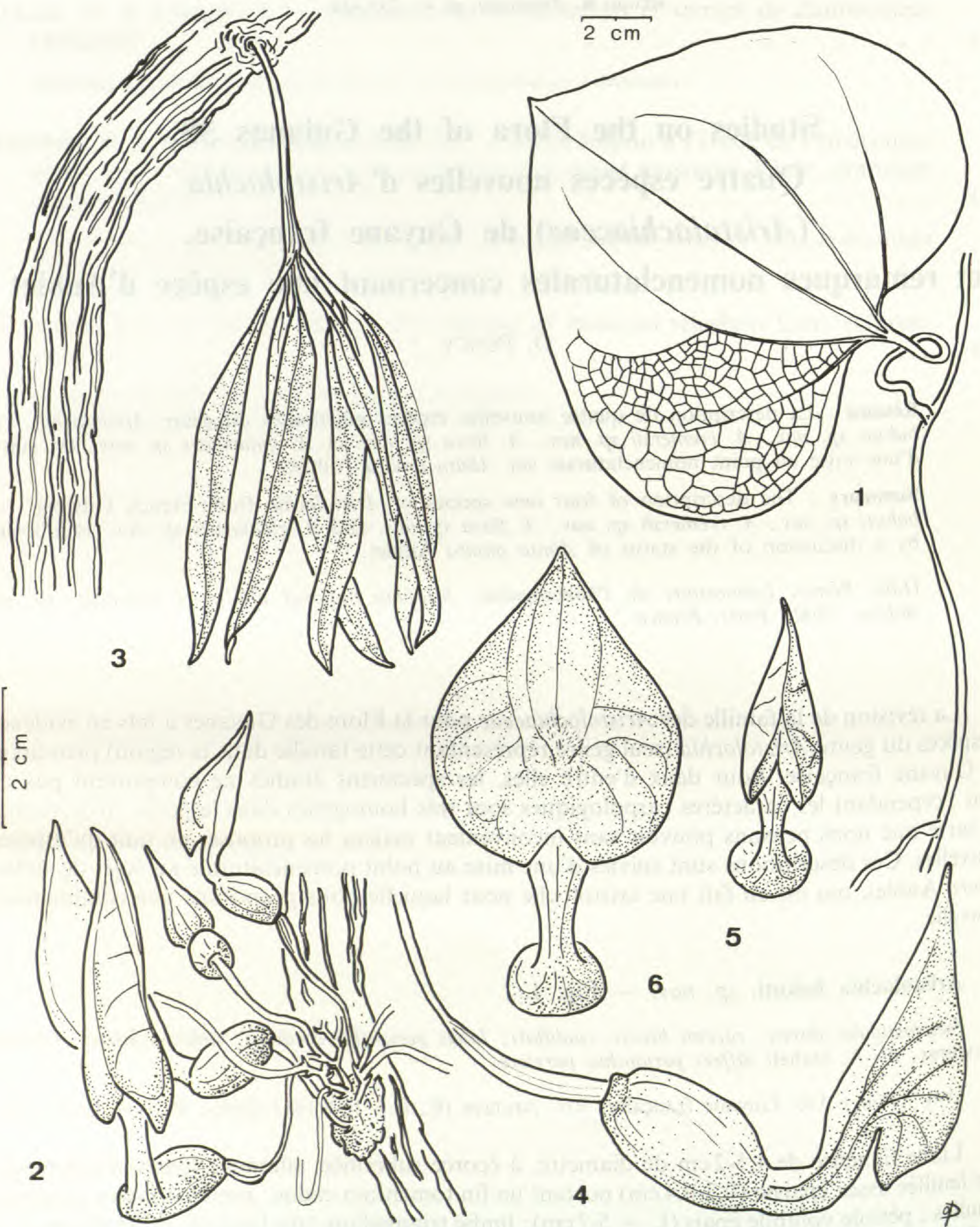


Fig. 1. — **Aristolochia bukuti** : **1**, tige feuillée × 1/2 ; **2**, tige ligneuse portant les inflorescences ; **3**, fruit après libération des graines ; **4**, **5**, fleur avant épanouissement du pavillon, vue de profil (4) et de face (5) ; **6**, fleur épanouie, vue de face. (2-6 × 1).

Inflorescences cauliflores, groupées en bouquets denses sur des bourrelets lignifiés de la tige ; racème à axe court (L = 1-2 cm) portant ± 5 fleurs axillées par des bractées écailleuses réduites. Fleurs : pédoncule grêle de 3-3,5 cm ; ovaire de 2-2,5 cm : hypanthium cupuliforme ⩽ 0,2 cm de diamètre ; utricule (L = 2-3 cm, l = ± 1,5 cm) ovoïde, blanc crème largement veiné de brun violacé ; tube et pavillon extérieurement brun violacé, à nervation saillante ; tube cylindrique (L = 2 cm, diamètre ⩽ 0,5 cm) ; pavillon large (L = 5-6 cm, l = 4-5 cm), cordiforme, la partie inférieure formant deux lobes arrondis, la partie supérieure triangulaire à sommet aigu ; face interne du pavillon brune avec taches dorées à la périphérie, pâlissant vers le centre, partie centrale et gorge jaunes ; le périanthe est glabre extérieurement ; l'intérieur du tube et de l'utricule porte des poils, blancs jusqu'à l'anthèse.

Fruits d'environ 6 cm de longueur, à 6 loges ; péricarpe glabre, mince, papyracé, strié transversalement. Graines inconnues.

Cette espèce est connue uniquement par son spécimen-type, provenant d'un sous-bois de forêt dense non inondable. La morphologie de son appareil végétatif peut laisser confondre *A. bukuti* avec deux autres espèces, et particulièrement *A. staheli* Schmidt, fréquente dans la végétation secondaire en Guyane française, mais dont la fleur est beaucoup plus grande, avec un pavillon invaginé ; *A. daemoninoxia* Mast., connu en Guyana seulement, présente au contraire une fleur plus petite, avec un pavillon plus large que long et arrondi. On peut également, pour mémoire, citer *A. esoterica* Pfeifer, représenté par l'unique spécimen de Richard, dont les feuilles sont comparables à celles de *A. bukuti* : mais il est toutefois peu probable que l'on puisse jamais rapporter de nouveaux échantillons à cette espèce, décrite de façon imprécise à partir d'un spécimen de provenance incertaine et comportant une fleur pratiquement non identifiable tant elle est endommagée.

ETYMOLOGIE : « bukuti » est le nom attribué par les Indiens palikours aux Aristoloches ligneuses de la forêt guyanaise.

Aristolochia cremersii, *sp. nov.* — Fig. 2.

Pseudostipula absens ; racemus laxus, axillaris vel cauliflorus, ad 10 cm longe ; lobus inferior perianthii emarginatus et longirostrum canaliculatus, lobus superior sublinearis. Ab A. leprieurei *differt extremitates perianthii non acutae vel barbatae.*

TYPE : *Cremers 6455*, Guyane française, Sommet Tabulaire, 630 m, 25.8.1980, fl. (holo-, P ; iso- CAY, U, US).

Liane ligneuse à écorce subérifiée formant d'épaisses côtes longitudinales, l'ensemble pouvant atteindre 6-7 cm de diamètre ; tige jeune glabre ; pseudostipules absentes. Feuilles : pétiole volubile (L jusqu'à 6 cm), grêle ; limbe triangulaire, large (9-14 × 7-14 cm), discolore (face sup. vert sombre, brillante, face inf. vert clair, plus sombre au niveau des nervures, légèrement tomenteuse) ; base droite à légèrement cordée ; acumen aigu à effilé ; nervation pédalée à 5 nervures basales.

Inflorescence cauliflore ou axillaire ; axe (L ⩽ 10 cm) grêle portant 10 à 15 fleurs axillées par des bractées réduites (L ⩽ 1 mm), écailleuses, triangulaires, pétiolées. Fleurs : pédicelle (L jusqu'à 5 cm) grêle ; hypanthium réduit, écailleux ; périanthe glabre ; utricule globuleux (0,3-

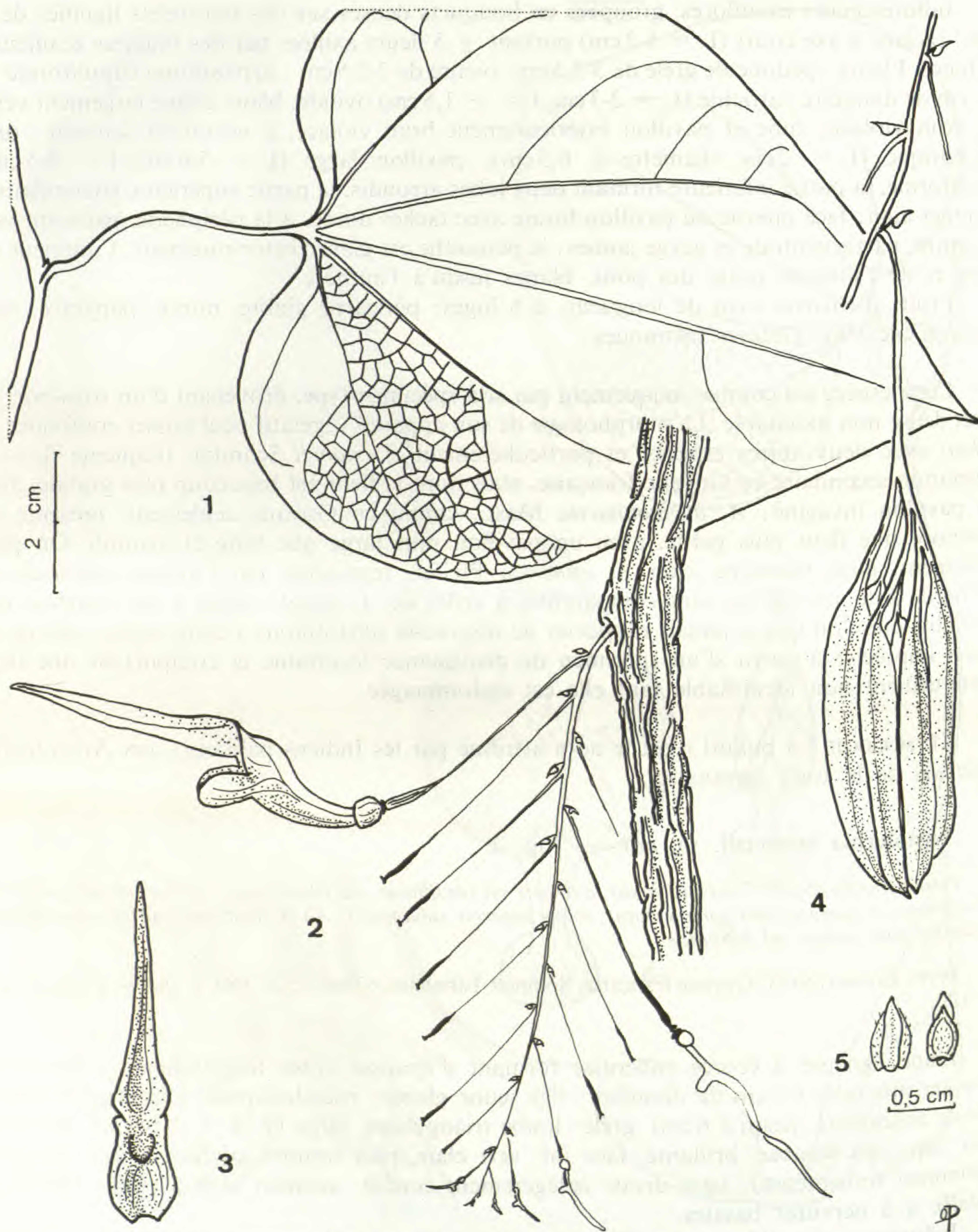


Fig. 2. — **Aristolochia cremersii** : 1, tige feuillée ; 2, inflorescence ; 3, lobes du périanthe vus de face (et disposés dans le plan vertical, leur position naturelle étant horizontale) ; 4, fruit ; 5, graine, faces ventrale et dorsale. (1-4 × 1).

0,5 cm de diamètre) ; tube (L = 2-2,5 cm) jaunâtre, à nervation brune ; lobe inférieur (L = 0,5-0,8 cm) en gouttière, à bord distal émarginé ; lobe supérieur brun, sublinéaire (3-3,5 × 0,2-0,4 cm).

Infrutescence : l'axe atteint 20 cm de longueur, et les bractées pétiolées 0,4 cm ; fruit à 6 loges, péricarpe (L = 3-5 cm) lisse ; graines 0,5 × 0,3 cm, ovales, échancrées à la base, acuminées à l'extrémité.

A. cremersii ressemble à *A. leprieurei* Duch. Il s'en distingue principalement par le grand développement de l'inflorescence, et par le lobe supérieur du périanthe arrondi et dépourvu de barbules.

AUTRES MATÉRIELS ÉTUDIÉS. — GUYANE FRANÇAISE : *Poncy 217*, Riv. Arataye (Sauts Pararé), 14.11.1978, fr. ; *Feuillet 308*, Montagne Lucifer, Paul Isnard, 9.11.1982, fr.

REMARQUE : les deux spécimens fructifiés, dépourvus de fleurs, ne peuvent pas être avec une absolue certitude attribués à l'espèce décrite ici ; toutefois la forte ressemblance de l'appareil végétatif et des axes d'inflorescence, sur ces spécimens et sur le type, ne peut que conduire à les rapprocher, au moins en attendant de disposer de matériel complémentaire.

Les trois spécimens étudiés proviennent de forêts denses humides non inondables de la région centrale de Guyane française.

Aristolochia flava, *sp. nov.* — Fig. 3, *1*.

Pseudostipula absens ; racemus laxus, axillaris vel cauliflorus, ad 25 cm longe ; lobi perianthii flavi, inferior ellipticus latissimus, superior linearis torsivus.

TYPE : *Prévost 1770*, Guyane française, Riv. Sinnamary (Petit Saut), 27.2.1985, fl. (holo-, P ; iso-, CAY).

Liane volubile à tige ligneuse, de 0,4-0,5 cm de diamètre, écorce peu subérifiée ; tige jeune glabre ; pseudostipules absentes. Feuilles : pétiole grêle (L = 3-5 cm) ; limbe (L = 11-17 cm, l = 9-12 cm) triangulaire, large, discolore (face sup. vert brillant, glabre, face inf. vert grisâtre, pubescente) ; base droite à légèrement cordée ; acumen triangulaire, effilé (L = 2-2,5 cm, l = 1 cm à sa base).

Inflorescence : racème lâche, axillaire à ramiflore ; axe grêle atteignant 25 cm de longueur et produisant 15 à 20 (+ ?) fleurs ; bractées triangulaires pétiolées très réduites (< 1 mm). Fleur portée par un pédicelle d'environ 3 cm, très grêle ; ovaire (L = 1 cm) verdâtre ; hypanthium absent ; périanthe glabre, entièrement jaune ; utricule globuleux (diamètre d'environ 0,5 cm) ; tube (L = 1,5 cm) peu évasé ; lobe inférieur très large, elliptique (L = 2 cm, l = 3-3,5 cm), lobe supérieur linéaire torsadé (long d'environ 4 cm), muni de courtes papilles sur sa face interne.

Fruit inconnu.

L'holotype est le seul spécimen actuellement connu de cette espèce ; il provient d'un sous-bois en forêt dense.

A. flava est original par sa couleur jaune et la morphologie contrastée des lobes du périanthe, de sorte qu'il est difficile de le comparer à une autre espèce actuellement connue.

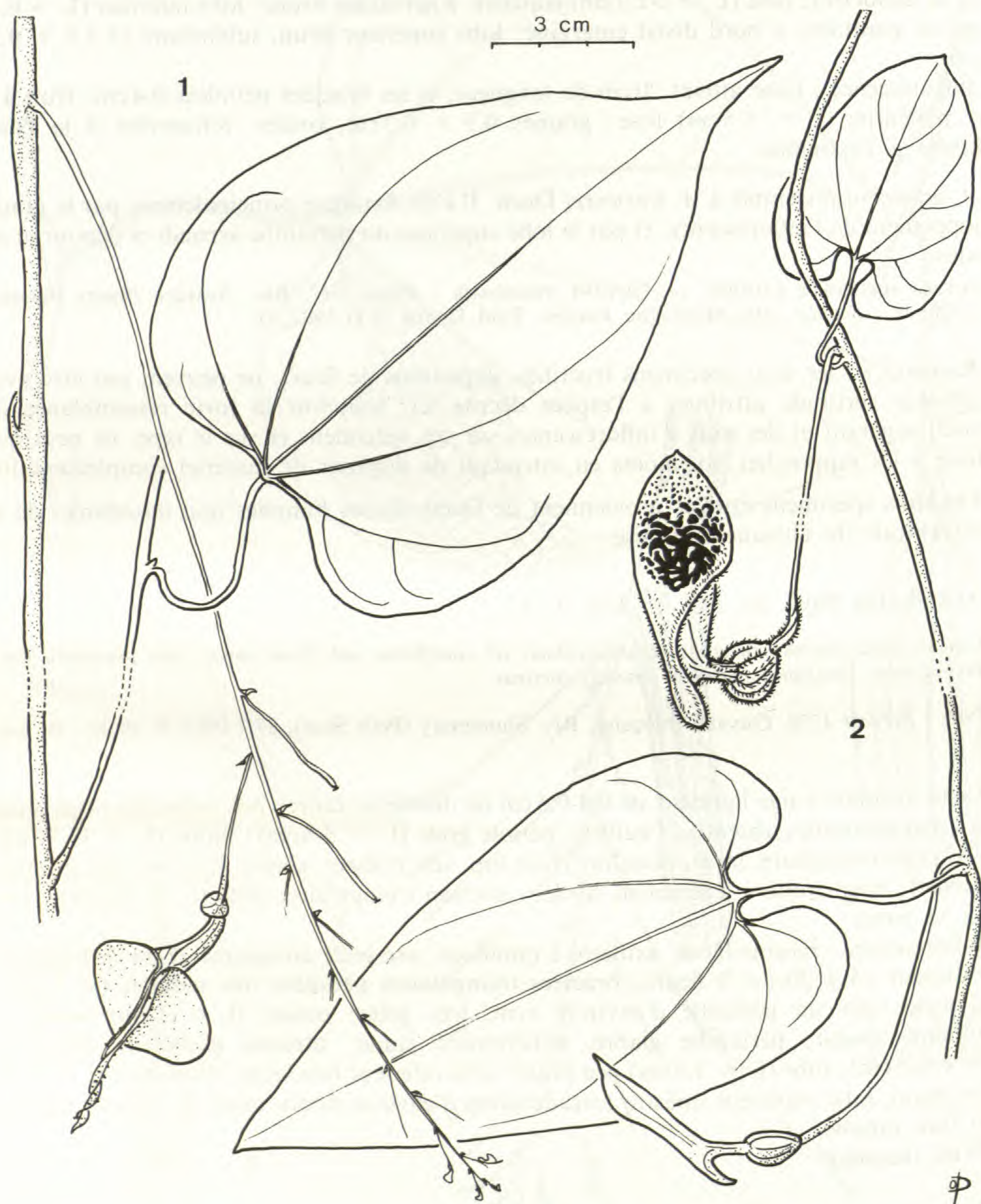


Fig. 3. — **Aristolochia flava** : **1**, tige feuillée, inflorescence et fleur. — **Aristolochia guianensis** : **2**, tige feuillée avec fleurs axillaires.

Aristolochia guianensis, *sp. nov.* — Fig. 3, *2*.

Pseudostipula absens; flos solitarius, axillaris; lobus perianthii unicus, erectus, intus candidus violaceo-maculatus, extus vinaceus cum venae viridi-flavae.

TYPE : *de Granville 4530*, Guyane française, Riv. Mana (Saut Sabbat), fl., 16.7.1981 (holo-, P; iso-, CAY).

Liane herbacée, entièrement pubescente (poils blancs); pseudostipules absentes. Feuilles : pétiole grêle (L = 3-6 cm); limbe (L = 8-11(-12) cm, l = 5-7(-9) cm) ovale, profondément cordé à la base, apex aigu.

Fleurs solitaires axillaires; pédoncule grêle (L = 5-8 cm); ovaire 1-1,5 cm, à pubescence plus dense que le pédoncule; hypanthium absent; périanthe extérieurement rouge vineux à nervation vert jaunâtre; utricule piriforme (environ 1,7 × 1,7 cm); le tube cylindrique s'ouvre sur un pavillon formant un lobe unique, dressé dans un plan vertical, elliptique, d'environ 7 × 2 cm, à apex courtement acuminé; la face interne de ce pavillon est blanche et pubescente, la partie supérieure, glabre, présente de petites taches violet sombre, circulaires et assez denses; dans la partie médiane, les taches se rejoignent et forment un réseau sombre.

Fruit inconnu.

AUTRES MATÉRIELS ÉTUDIÉS. — GUYANE FRANÇAISE : *Benoist 357*, Région de St-Laurent-du-Maroni, fl., 18.12.1913 (P); *Feuillet 2330*, Organabo, fl., 26.6.1985 (P, CAY); *Sagot 1159*, Acarouany, fl., 4.1858 (P). — SURINAM : *Lindeman et al. 617*, Lely Mountains, fl., 1.10.1975 (U).

Cette espèce présente des affinités morphologiques (fleurs à périanthe unilobé) et écologiques avec un groupe d'espèces très diversifié en Amazonie, qui comporte notamment *A. pilosa* H.B.K. à vaste répartition amazonienne, *A. tarapotina* Ule au Pérou et, en Guyane, *A. leprieurei* Duch., *A. rugosa* Lam., etc.

A. guianensis est connu actuellement en Guyane française, dans la région N.E., entre Organabo et Saint-Laurent-du-Maroni, et au Surinam. Il semble lié aux milieux ouverts ou de végétation secondaire.

REMARQUES NOMENCLATURALES AU SUJET DE *ABUTA AMARA* AUBLET

Le type d'*Abuta amara* Aublet (P!, BM) est stérile. Il n'est pas douteux cependant que les échantillons appartiennent au genre *Aristolochia* et non au genre *Abuta* (*Menispermaceae*). Des annotations anciennes portées au crayon sur le spécimen du British Museum (C. FEUILLET, comm. pers.) signalent ce problème mais aucune mise au point n'a été publiée jusqu'à présent à son sujet. KUNTH (1823) a attribué la plante d'AUBLET à *Aristolochia glaucescens* H.B.K. de Colombie. LEMÉE (1955, 1956) a fait de même, comme plus tard HOWARD (1983) dans sa liste des noms modernes des plantes illustrées par AUBLET (1775). Toutefois HOWARD, n'ayant pas examiné le spécimen d'AUBLET, reste réservé et ne propose pas de combinaison nouvelle. Par

ailleurs, dans leur révision du genre *Abuta*, KRUKOFF & BARNEBY (1970) et BARNEBY & KRUKOFF (1971) ne mentionnent pas ce binôme.

La plante d'AUBLET ne nous semble pas appartenir à *A. glaucescens*, qui n'est d'ailleurs pas signalé dans la région guyanaise. En revanche plusieurs espèces de cette région ont des caractères foliaires semblables à ceux de la plante d'AUBLET : *A. bukuti* Poncy *sp. nov.*, *A. daemoninoxia* Mast., *A. esoterica* Pfeifer et *A. staheli* Schmidt. Le matériel actuellement disponible ne permet pas de distinguer ces espèces d'après les seuls caractères foliaires, tant ceux-ci se ressemblent. La description des spécimens d'AUBLET étant plus ancienne que celle des quatre espèces citées ci-dessus, il nous paraît justifié de proposer pour eux la combinaison suivante :

Aristolochia amara (Aublet) Poncy, *comb. nov.*

— *Abuta amara* AUBLET, Histoire des Plantes de la Guiane Françoise 1 : 620, *tab. 251* (1775). Type : *Aublet s.n.* (holo-, P!; iso-, BM).

Mais il est possible qu'à l'avenir l'une de ces quatre espèces puisse entrer dans la synonymie d'*A. amara*.

RÉFÉRENCES

AUBLET, F., 1775. — *Histoire des plantes de la Guyane Françoise* 1 : 620.

BARNEBY, R. C. & KRUKOFF, B. A., 1971. — Supplementary notes on American Menispermaceae VIII. *Mem. New York Bot. Gard.* 22 (2) : 1-89.

HOWARD, R. A., 1983. — The plates of Aublet's Histoire des plantes de la Guiane Françoise. *J. Arnold Arbor.* 64 (2) : 255-292.

KRUKOFF, B. A. & BARNEBY, R. C., 1970. — Supplementary notes on American Menispermaceae VI, VII. *Mem. New York Bot. Gard.* 20 (2) : 1-80.

KUNTH, G., 1823. — *Nov. Gen. Sp.* 2 : 147-148.

LEMÉE, G., 1952-56. — *Flore de la Guyane Française*, 4 vol., P. Lechevalier, Paris.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4ᵉ sér., **10**, 1988,
section B, *Adansonia*, nº 4 : 345-367.

Variation within *Justicia diclipteroides* s. lat. (*Justicia* sect. *Harnieria, Acanthaceae*)

M. HEDRÉN

Summary : An analysis of the variation within the mainly East African *Justicia diclipteroides* group reveals that it is best treated as a single species with seven subspecies separated on morphological, geographical and ecological grounds, viz. *J. diclipteroides* Lindau subsp. *diclipteroides*, subsp. *nierensis* (Mildbr.) Hedrén *comb. nov.*, subsp. *kibarianiensis* Hedrén *subsp. nov.*, subsp. *usambarica* Hedrén *subsp. nov.*, subsp. *megaensis* Hedrén *subsp. nov.*, subsp. *praetervisa* (Lindau) Hedrén *comb. nov.* and subsp. *aethiopica* Hedrén *subsp. nov.* Variation is found mainly in size characters, but also in characters such as type of indumentum, leaf shape and presence/absence of 1-seeded, heteromorphic fruits. Cluster analysis and principal component analysis are used to illustrate variation. Descriptions, illustrations, a distribution map and a key are provided.

Résumé : Une analyse de la variation au sein du groupe *Justicia diclipteroides*, principalement étendu en Afrique orientale, montre qu'il est préférable de le traiter comme une espèce unique, subdivisée en sept sous-espèces séparées d'après des critères morphologiques, géographiques et écologiques, à savoir : *Justicia diclipteroides* Lindau subsp. *diclipteroides*, subsp. *nierensis* (Mildbr.) Hedrén *comb. nov.*, subsp. *kibarianiensis* Hedrén *subsp. nov.*, subsp. *usambarica* Hedrén *subsp. nov.*, subsp. *megaensis* Hedrén *subsp. nov.*, subsp. *praetervisa* (Lindau) Hedrén *comb. nov.* et subsp. *usambarica* Hedrén *subsp. nov.* La variation apparaît principalement dans les caractères de taille mais aussi dans le type d'indumentum, la forme des feuilles et la présence/absence de fruits hétéromorphes à une seule graine. Une classification hiérarchique et une analyse en composantes principales sont utilisées pour illustrer la variation. Des descriptions, des illustrations, une carte de distribution et une clé de détermination sont données.

Mikael Hedrén, Department of Systematic Botany, Uppsala University, Box 541, S-751 21 Uppsala, Sweden.

INTRODUCTION

Members of the *Justicia diclipteroides* group are found from Ethiopia in the north through Kenya down to Tanzania and Burundi in the south. They are annual or perennial weak-stemmed herbs with a usually creeping or straggling habit. The flowers are magenta, medium-sized to large and always adapted to outcrossing. Related species with perennial, woody stems occur in drier parts of Somalia, Kenya and Tanzania (*J. phillipsiae* Rendle, *J. scabrula* Chiov. and *J. elliottii* S. Moore). Two taxa within the *J. diclipteroides* group are often found with two types of fruits, normal, dehiscent 4-seeded capsules, and weakly spiny, 1-seeded, indehiscent fruits. Such heterocarpy is also found in the *J. striata* complex, including

J. heterocarpa T. Anders. Members of the *J. diclipteroides* group are often confused with this complex, but differ in their nearly always magenta flowers with very high and sharp ridges at the lower lip near the throat, distinctly deep magenta-coloured veins of the upper lip, stamens bending downwards or outwards during the female phase of anthesis (and that are not twisting as to pull the anthers into the corolla tube), and in having a petiole that is more distinctly separated from the often truncate base of the leaf lamina. However, herbarium specimens may be difficult to identify as some of the corolla characters are often lost during drying. The one-seeded fruits found in two taxa within the *J. diclipteroides* group are rather similar to those found in *J. heterocarpa*, but are larger and more pointed. Nonetheless, they may indicate a relationship.

Large-flowered taxa within the *J. diclipteroides* group are often confused with *J. pinguior* C. B. Clarke, which occurs in western Kenya, Uganda and southern Sudan. This species is a usually erect, perennial herb with a woody rootstock. Its corolla differs in the more well-developed upper lip, and the stigma exceeds the anthers, presumably indicating a different pollination system.

The aim of this paper is to analyse the variation within *J. diclipteroides* s. lat. and to propose a formal classification of the group. This study forms part of a revision of *Justicia* sect. *Harnieria* in tropical Africa.

MATERIAL AND METHODS

The sequence of routines within this study has been the following :

1. To delimit the *J. diclipteroides* group from related taxa (see Introduction).
2. To make a preliminary division of the group into morphologically, geographically and ecologically defined a priori groups (Fig. 1).
3. To compare the a priori groups and a) find out whether they are distinct or not, and b) decide upon which rank, if any, they should be given.

Material from the herbaria in B, BM, BR, BRLU, C, COI, DSM, EA, FT, G, H, HBG, K, LISC, M, MO, P, S, SRGH, UPS, W, WU, WAG and Z was obtained on loan. The abbreviations of the herbaria are those given by Holmgren, Keuken & Schofield (1981) and Holmgren (1984). The division of Kenya and Tanzania into provinces and districts is in accordance with Flora of Tropical East Africa (Polhill, 1970). Specimens used for the numerical analyses are denoted by code numbers after the herbarium abbreviations in the specimen lists. The full code numbers are also given in Fig. 5, while only the letters representing the a priori groups are given in Fig. 1-4.

The morphological terms used are usually in accordance with common definitions. As regards indumentum, the term " erect " is used for hairs perpendicular to the surface and the term " spreading " is used for hairs pointing in various directions from the surface. The " length of the corolla " is the distance from the base of the tube to the tip of the upper lip. " Upper leaves " is understood as the largest leaves found at the flower-bearing nodes, " lower leaves " as the largest leaves found below the flower-bearing nodes. Definitions of other floral characters are given in Hedrén (1986).

For the numerical analysis, 60 specimens with several preserved flowers were selected. From a priori groups containing a low number of specimens as many specimens as possible were incorporated, and for large groups specimens giving a good geographical and morphological representation were chosen. From each specimen one flower was detached, moistened, and measured carefully under a dissecting microscope. The totally 26 characters measured are summarised in Table 1. Two multivariate techniques were used to illustrate the variation.

1. A phenetic tree was constructed from data standardised as to give equal weight to all characters used. First, these data were used to calculate the average taxonomic distance (SOKAL & SNEATH, 1963) between all pairs of specimens. Then a hierarchical technique called "the unweighted pair group method using arithmetic averages" (UPGMA, SOKAL & SNEATH, 1963) was employed.

2. A principal component analysis (PCA) was performed (see BLACKITH & REYMENT, 1969) to find out whether the a priori groups represented distinct groups (taxa) or not. Furthermore, the original 26-dimensional character space was reduced to 2, 3 and 5 dimensions by using non-metric multidimensional scaling analysis (MDS, KRUSKALL, 1964). In the 3- and 5-dimensional case, the resulting structure was rotated to its principal axes by using PCA. The resulting scatter diagrammes are not included, but reference to the result of the MDS will be made where it disagrees with the PCA. For all calculations, the program package NT-SYS version II (ROHLF, KISHPAUGH & KIRK, 1974), available at the Uppsala University Data Center, was used.

TABLE 1 : Morphological characters used in the numerical analyses. All size characters are measured on a linear scale.

1. Stem indumentum	absent (1) — very dense (4)
2. Stem indumentum length of hairs	
3. Stem indumentum glandular hairs	no (1) — dense (3)
4. Stem indumentum length of glandular hairs	
5. Petiole length/lamina length of middle leaf	
6. Lamina width/length for middle leaf	
7. Angle of leaf base	45° (1) — 90° (3)
8. Bracts	Small, inconspicuous (1) — large, dominant (3)
9. Length of calyx in fruit	
10. Length of calyx at anthesis	
11. Corolla length	
12. Corolla tube length	
13. Length of upper lip	
14. Length of lower lip	
15. Stamen upper theca length	
16. Anther length	
17. Stamen length including anther	
18. Length of lower anther theca appendix	
19. Distance stamen base to base of tube	
20. Style length	
21. Seed length	
22. Capsule length	
23. Angle of capsule apex	45° (1) — 90° (4) at 15° intervals
24. Capsule indumentum	very dense (1) — glabrous (7)
25. Capsule indumentum length of hairs	
26. 1-seeded fruits	present (1) — absent (2)

RESULTS

Neither the cluster analysis nor the MDS indicate that the material can be subdivided in any simple way on the basis of morphology alone. In the cluster analysis, branches contain a mixture of specimens from different a priori groups and specimens from a given a priori group are usually spread into several branches (Fig. 5). In the principal component (PC) scatter

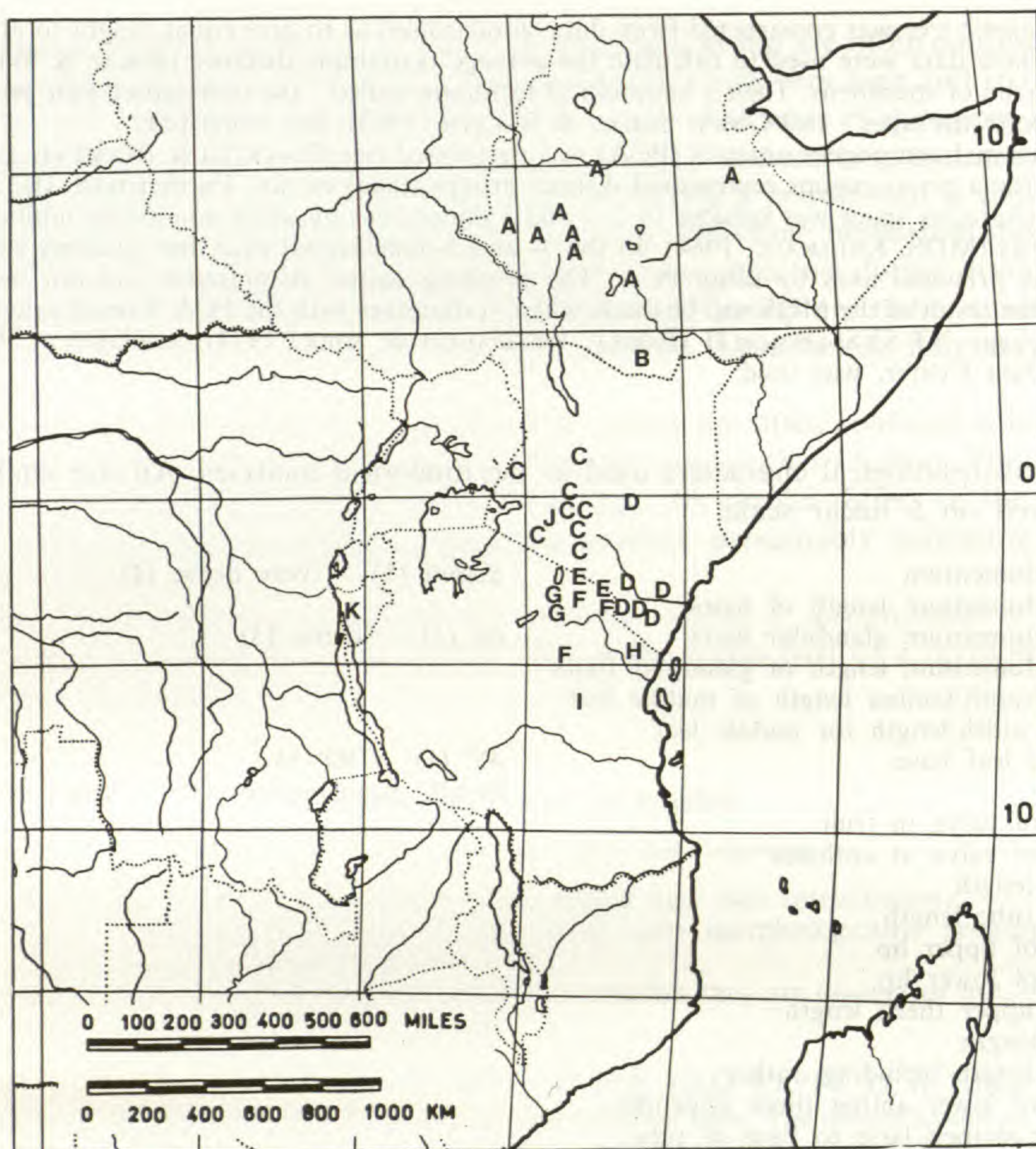


Fig. 1. — Origin of specimens used for numerical analyses. Letters refer to a priori groups. One letter may represent several collections.

diagrams (Fig. 2-4, *above*) a priori groups are linked to each other to a large extent. Still, many of them seem ± distinct. In the PC scatter diagrams, a priori groups are largely separated along the first principal component, which is mainly based on corolla size characters. These characters are strongly correlated (Fig. 2-4, *below*) and probably contribute very much to the formation of clusters within the phenetic tree, whereby specimens that come close together are foremost similar in corolla size. For instance, group C and group H, which were rather well separated in Fig. 2, are rather closely overlapping in Fig. 4, as also applies to some extent to group A and group F. However, even if the size of the floral parts can be modified by environmental influence (see Fig. 10), size differences can by no means be disregarded. The second and third PC are based on characters other than size characters (Fig. 2-4, *below*). With an increasing number of dimensions, the result of the MDS approaches that of the PCA.

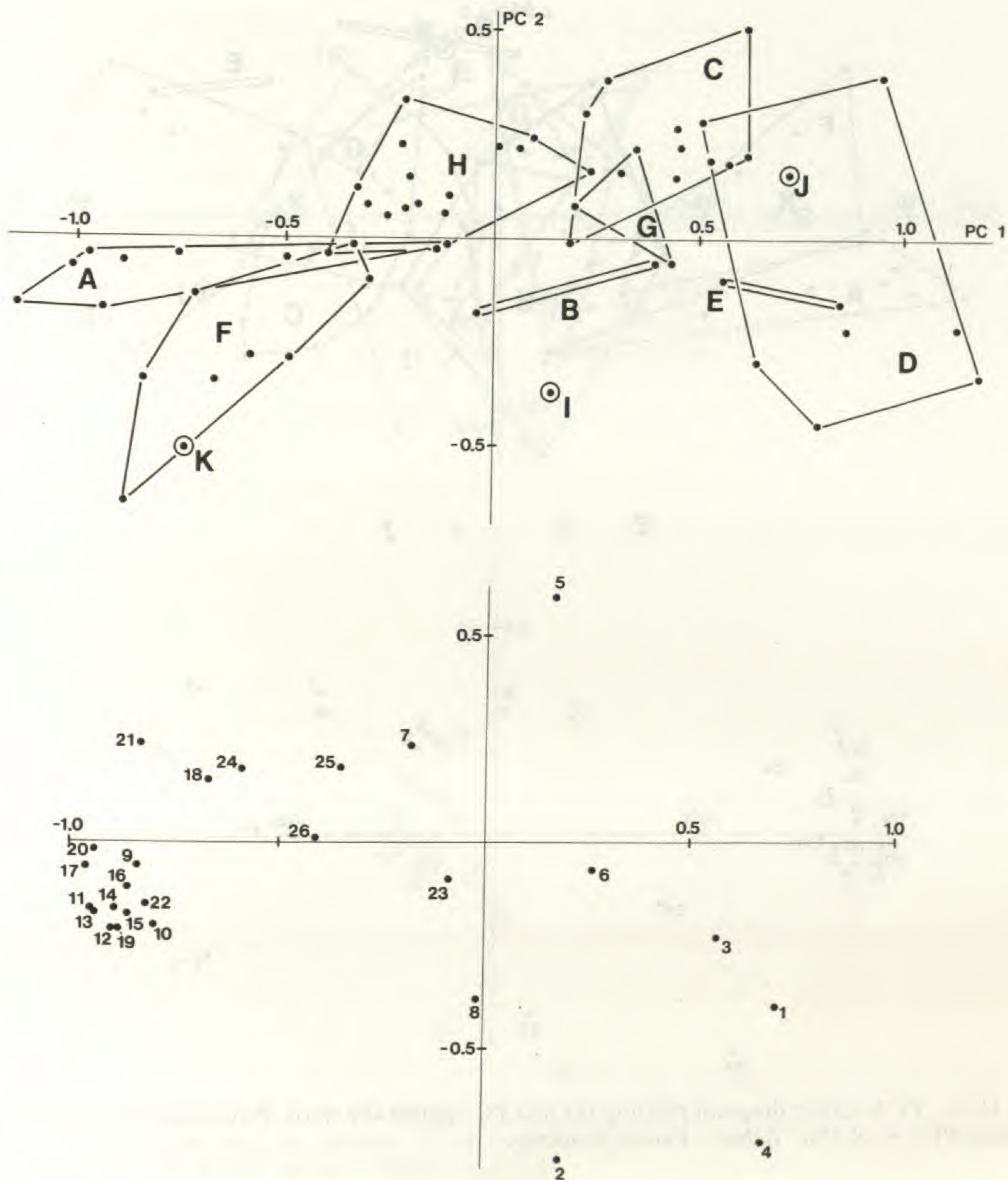


Fig. 2. — *Above* : PCA scatter diagram plotting the first PC against the second. Groups of specimens (as defined in Fig. 1) are surrounded by unbroken lines. Percentage of trace along PC1 = 48.9 % and along PC2 = 8.9 %. *Below* : Factor loadings for the scatter diagram given above.

Group A from the Ethiopian highlands contains subglabrous specimens with large corollas and relatively narrow leaves. It is similar to groups F and K in size characters, but separates rather well along the second and third principal components. It is treated as *J. diclipteroides* subsp. *aethiopica*.

Group B from Mega Mt. in southern Ethiopia differs from the previous group in the smaller corolla, dense indumentum, and in the proportionally broader leaves. It separates rather well in the scatter diagram based on the first two principal components and it is recognized as *J. diclipteroides* subsp. *megaensis*.

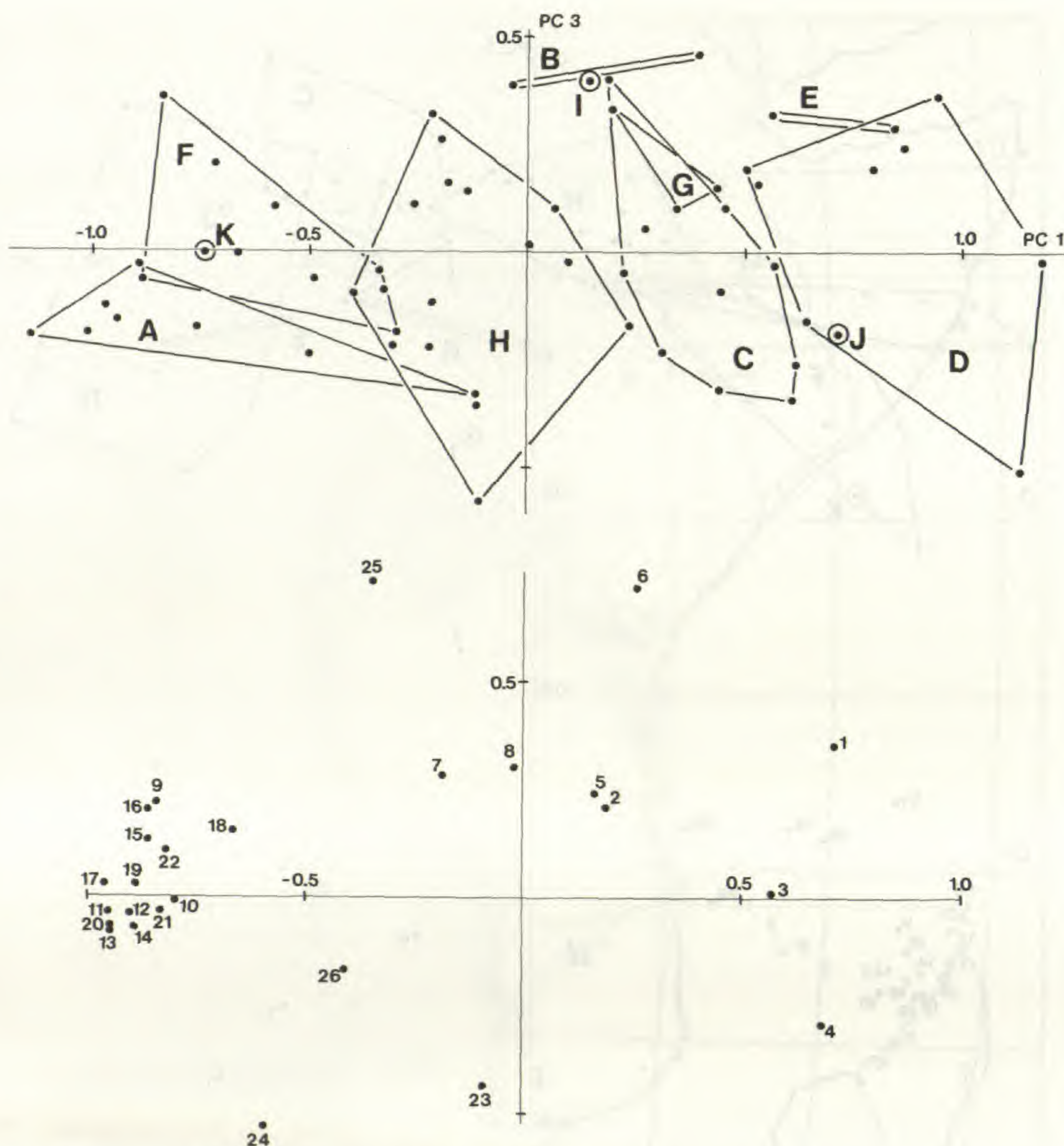


Fig. 3. — *Above* : PCA scatter diagram plotting the first PC against the third. Percentage of trace along PC1 = 48.9 % and along PC3 = 8.4 %. *Below* : Factor loadings.

Group C from the western Kenyan highlands is well separated from groups A and B, primarily by its smaller corolla and in being sometimes heterocarpic. Morphologically it seems less well separated from D, G, H and perhaps J. However, considering its distribution and its fairly good morphological separation from groups D and H, it deserves subspecific recognition as *J. diclipteroides* subsp. *nierensis*.

Group D containing specimens from the eastern Kenyan lowland, comes close to the previous group, but differs in the usually dense, erect indumentum mixed with glandular hairs, and in the small corolla. This is *J. diclipteroides* s. str.

Group E. Two specimens collected on the lower slopes of Mt. Meru in Tanzania fall close to group D in the PC scatter diagrams, but are kept as a more distinct group in the MDS. Their position in the phenogram seems somewhat unclear. They differ from group D in their eglandular indumentum. As they are only known from few collections and come from an area close to that of group D, it seems most appropriate to include them in that group.

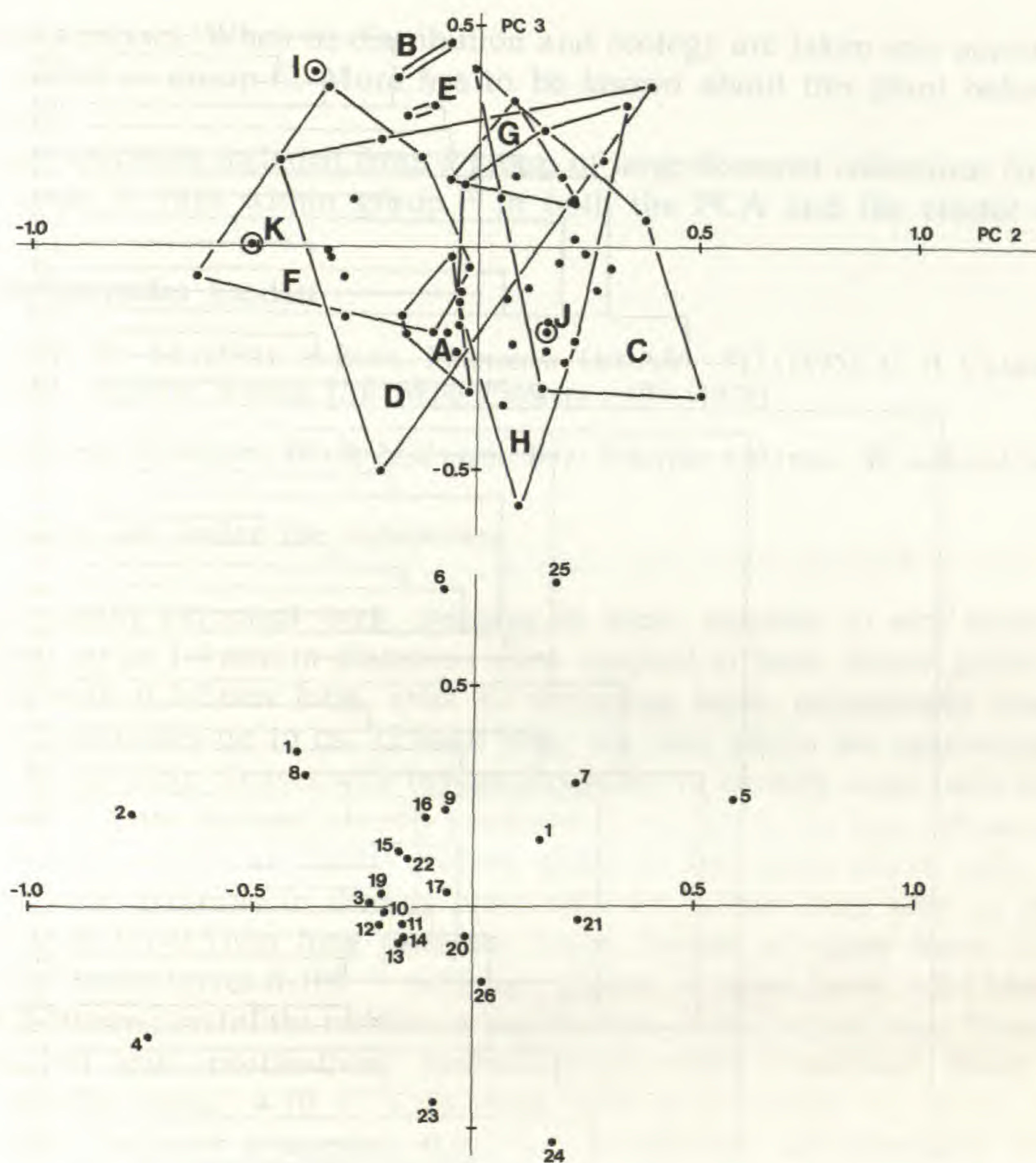


Fig. 4. — *Above* : PCA scatter diagram plotting the second PC againts the third. Percentage of trace along PC2 = 8.9 % and along PC3 = 8.4 %. *Below* : Factor loadings.

Group F, consisting of specimens from Mt. Meru, Mt. Kilimanjaro and Kolo Mt. in Tanzania approaches group A in corolla size, but differs in the usually more dense indumentum and in the usually broader leaves, characters included in the second and third PC's. Group K seems related, see below. Group F is treated as *J. diclipteroides* subsp. *praetervisa*.

Group G contains three specimens from the Mbulu district in Tanzania. They are variable in indumentum, sometimes approaching group D in having glandular hairs, but approaching group C in corolla size. In the phenetic tree they are split between groups C and D, but come closest to group C in the PCA. They are here included in group C, but more material is needed.

Group H includes all specimens from the W. Usambara Mts. It is intermediate between groups A, F and C in the PCA, but seems distinct enough to deserve subspecific rank, *J. diclipteroides* subsp. *usambarica*.

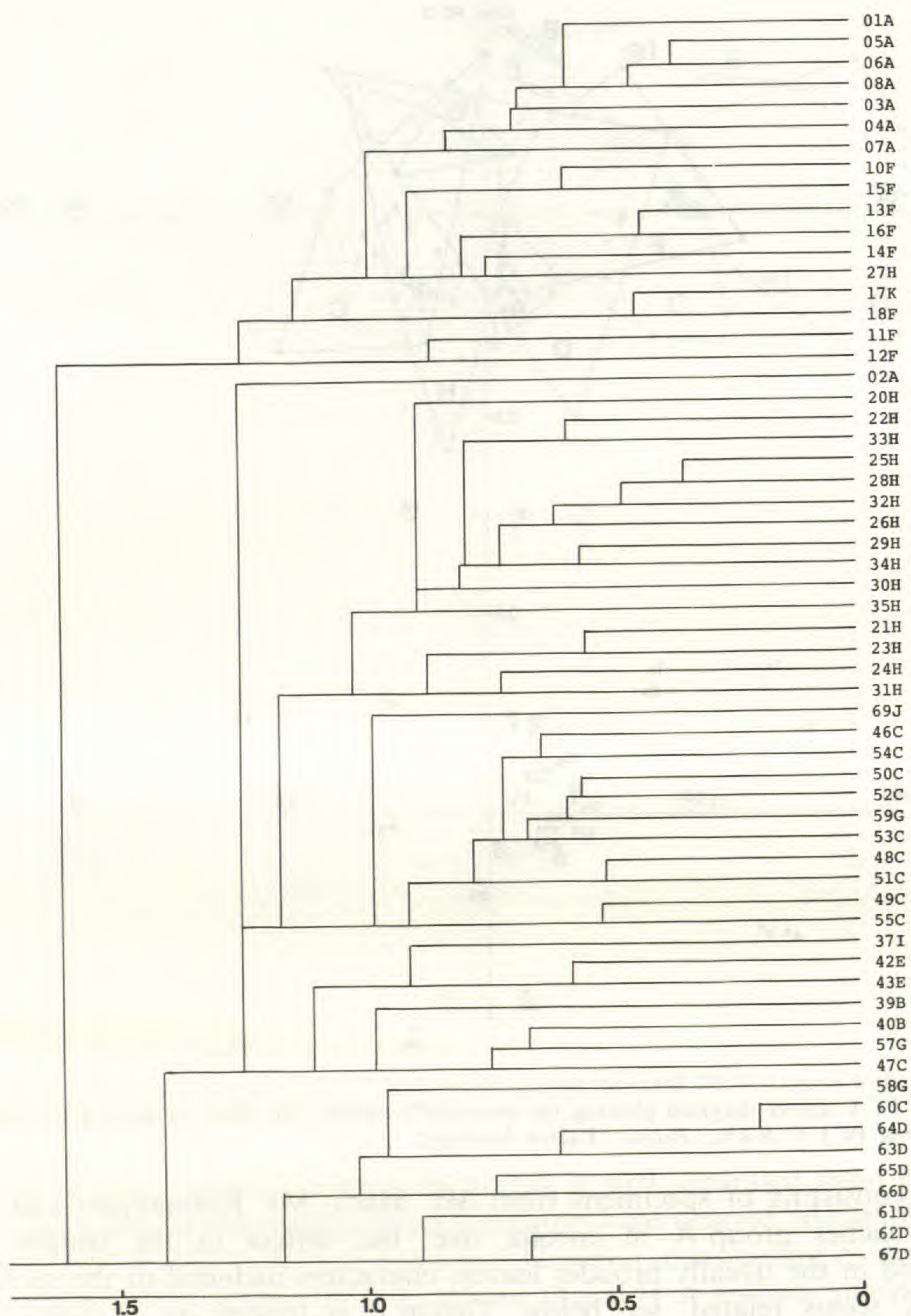


Fig. 5. — Phenetic tree based on the distance matrix. Cophenetic correlation coefficient = 0.651. Letters refer to a priori groups and numbers to the numbers cited in the specimen lists.

I is the only specimen included from Mt. Kibariani in Tanzania. With its medium-sized corolla, densely hairy stem and broad leaves, it seems distinct from the rest of the material. It separates clearly in the PCA and is described as *J. diclipteroides* subsp. *kibarianiensis*.

J is a single specimen collected near Narok in Kenya. It comes close to groups C and D in the PCA and close to C in the cluster analysis, but is better separated in the MDS. Furthermore, it seems distinct in its thick stem and strictly erect habit, characters not included

in the numerical analyses. When its distribution and ecology are taken into account, it seems most closely related to group C. More has to be known about this plant before it can be formally named.

K is a single specimen included from a group of large-flowered collections from Burundi and adjacent areas. It falls within group F in both the PCA and the cluster analysis.

Justicia diclipteroides Lindau

Bot. Jahrb. Syst. 20 : 65 (1894); *in* ENGL. Pflanzenw. Ost-Afr. : 373 (1895); C. B. CLARKE, Fl. Trop. Afr. 5 : 203 (1900); AGNEW, Kenya Upl. Wild Flowers : 605 (1975).

TYPES : *Hildebrandt 2726* (syn-, B†) & *2331* (syn-, B†); *Scheffler 420* (neo-, W, selected here; iso-, C).

For synonyms, see under the subspecies.

Annual to usually perennial herb, creeping to erect, sparsely to well branched, 0.15-4.5 mm tall. Stem up to 1-4 mm in diameter, often lignified at base, almost glabrous to very densely covered with 0.2-2 mm long, erect to spreading hairs, occasionally together with glandular hairs. Internodes up to ca. 125 mm long, the ones above the uppermost flowering nodes up to ca. 45 mm long. Leaves with lamina lanceolate to broadly ovate, with the broadest part usually 25-45 % from the base, shortly attenuate to cordate at the base, obtuse to acute or acuminate at the apex, entire or slightly crenate, green to dark green above, pale, sometimes bluish green beneath, glabrous to densely hairy with 0.1-1.2 mm long hairs at the margin, sometimes also with 0.1-0.5 mm long glandular hairs; lamina of upper leaves 5-53 × 2.5-34 mm and that of lower leaves 8-100 × 6-55 mm; petiole of upper leaves 1.5-15 mm and that of lower leaves 2-50 mm; cystoliths rodlike or slightly bent, 0.05-0.4 mm long. Flowers usually few together in leaf axils, protandrous, synflorescences rarely condensed. Bracts narrowly lanceolate to broadly ovate, 4-10 × 1.2-6.5 mm, with indumentum as leaves, sometimes lacking. Bracteoles narrowly triangular, 0.8-1.5 × 0.3-0.6 mm, inconspicuous. Calyx-lobes narrowly lanceolate to narrowly triangular, with ± distinct, white, hyaline margins, 2.3-9.5 mm long at flowering stage, up to 2.7-10 × 0.4-1.2 mm in fruit, with few to fairly numerous 0.1-0.7 mm long, erect to somewhat antrorse hairs, usually with glandular hairs in addition. Corolla magenta with darker veins at upper lip and a magenta/white pattern at lower lip near the throat or rarely white, 8.2-19.7 mm long, including a tube of 5.5-10.3 mm; upper lip 3.5-11.4 mm long; lower lip 3.8-17.2 mm long and 4.7-19.6 mm wide; width of tube opening 2.3-5.5 mm; ridges at lower lip very sharp and distinct. Stamens with the free part 3.2-8.1 mm long, fused to the corolla tube for 4.5-9 mm at the base; anther 1.5-3.2 mm long, yellow; displacement of thecae 0.4-1.2 mm and tail of lower theca 0.4-0.8 mm long. Style 5.4-11.5 mm long, equalling the stamens; stigma-lobes usually equal, 0.15-0.45 mm long. Capsule 4.3-13 × 1.7-3.1 mm, acute at an angle of ca. 30-90° at the apex, glabrous to densely pubescent with erect to somewhat retrorse 0.3-3 mm long hairs. Heteromorphic 1-seeded fruits sometimes present. Seeds 1.3-2.5 × 0.9-2 mm, tuberculate.

DISTRIBUTION : *J. diclipteroides* is known from Ethiopia, Kenya, Tanzania, Zaire, Rwanda and Burundi. — Fig. 9.

Key to subspecies

1. Corolla up to 12.5 mm long; 1-seeded, weakly spiny fruits sometimes present 2
— Corolla 12.5 mm long or more; all fruits 4-seeded without projections 4
2. Corolla usually with a pale area at the lower lip near the tube opening; 1-seeded fruits not present (Tanzania, W Usambara Mts. & Pare Mts.) .... d. subsp. *usambarica*
— Corolla usually with dark purple streaks at lower lip near the tube opening, not pale; 1-seeded fruits often present, mixed with normal 4-seeded capsules (southern Ethiopia, Kenya, north-central Tanzania) 3
3. Stem with numerous 0.3-2 mm long erect eglandular hairs, mixed with fairly numerous 0.2-0.6 mm long glandular hairs .... g. subsp. *diclipteroides*
— Stem with 0.2-1 mm long, erect to somewhat retrorse eglandular hairs at internodes, rarely together with 0.15 mm long glandular hairs .... f. subsp. *nierensis*
4. Stem almost glabrous; capsule 10 mm long or more, glabrous (Ethiopia). a. subsp. *aethiopica*
— Stem ± hairy; capsule less than 10.5 mm long, ± pubescent (Ethiopia, Kenya, Tanzania, Zaire, Rwanda and Burundi) 5
5. Corolla usually with a pale area at lower lip near the tube opening (Tanzania, W Usambara Mts. & Pare Mts.) .... d. subsp. *usambarica*
— Corolla usually with dark purple streaks at lower lip near the tube opening, not pale (Ethiopia, Kenya, Tanzania, Zaire, Rwanda and Burundi) 6
6. Corolla 16.4-18.5 mm long, stem moderately to fairly densely hairy ..... b. subsp. *praetervisa*
— Corolla 13.6-13.9 mm long, stem ± densely hairy 7
7. Upper lip at least twice as long as wide (Fig. 11); leaves broadly ovate (Tanzania, Mt. Kibariani .... e. subsp. *kibarianiensis*
— Upper lip less than twice as long as wide (Fig. 8); leaves narrowly to broadly ovate (Ethiopia, Mega Mt.) .... c. subsp. *megaensis*

a. **J. diclipteroides** subsp. **aethiopica** Hedrén, *subsp. nov.* — Fig. 5.

Subspecies nova, subspeciei praetervisae *similis, caule subglabro, capsula glabra distinguenda.*

Type : *Hedrén 513* (holo-, UPS; iso-, ETH, K).

Probably perennial herb with creeping to ascending stems, almost glabrous, with few, 0.2-1 mm long hairs usually restricted to the part below the nodes. Leaves with lamina lanceolate to narrowly ovate, truncate to rarely shortly attenuate at the base, obtuse or acute to acuminate at the apex. Calyx-lobes 5.5-10 mm long in fruit, ± sparsely hairy with 0.1-0.3 mm long, somewhat antrorse hairs, often also with 0.1-0.2 mm long glandular hairs. Corolla 12.5-19.7 mm long. Stamens 6.6-8.1 mm long. Style 9-11.2 mm long. Capsule always 4-seeded, 10-13 × 2.4-3.1 mm, glabrous.

Distribution and habitat. — Subsp. *aethiopica* is known from the Ethiopian highlands, where it grows at altitudes between 1300 and 2200 m (Fig. 9), at river-bank or in ± montane, often secondary forest, associated with e.g. *Podocarpus, Trema, Ficus, Albizia, Olea, Polyscias* and *Anogeissus*.

Remarks. — This subspecies is similar to subsp. *praetervisa*, but is usually almost glabrous. The specimen illustrated, *J. J. F. E. de Wilde 5677*, is unusually hairy.

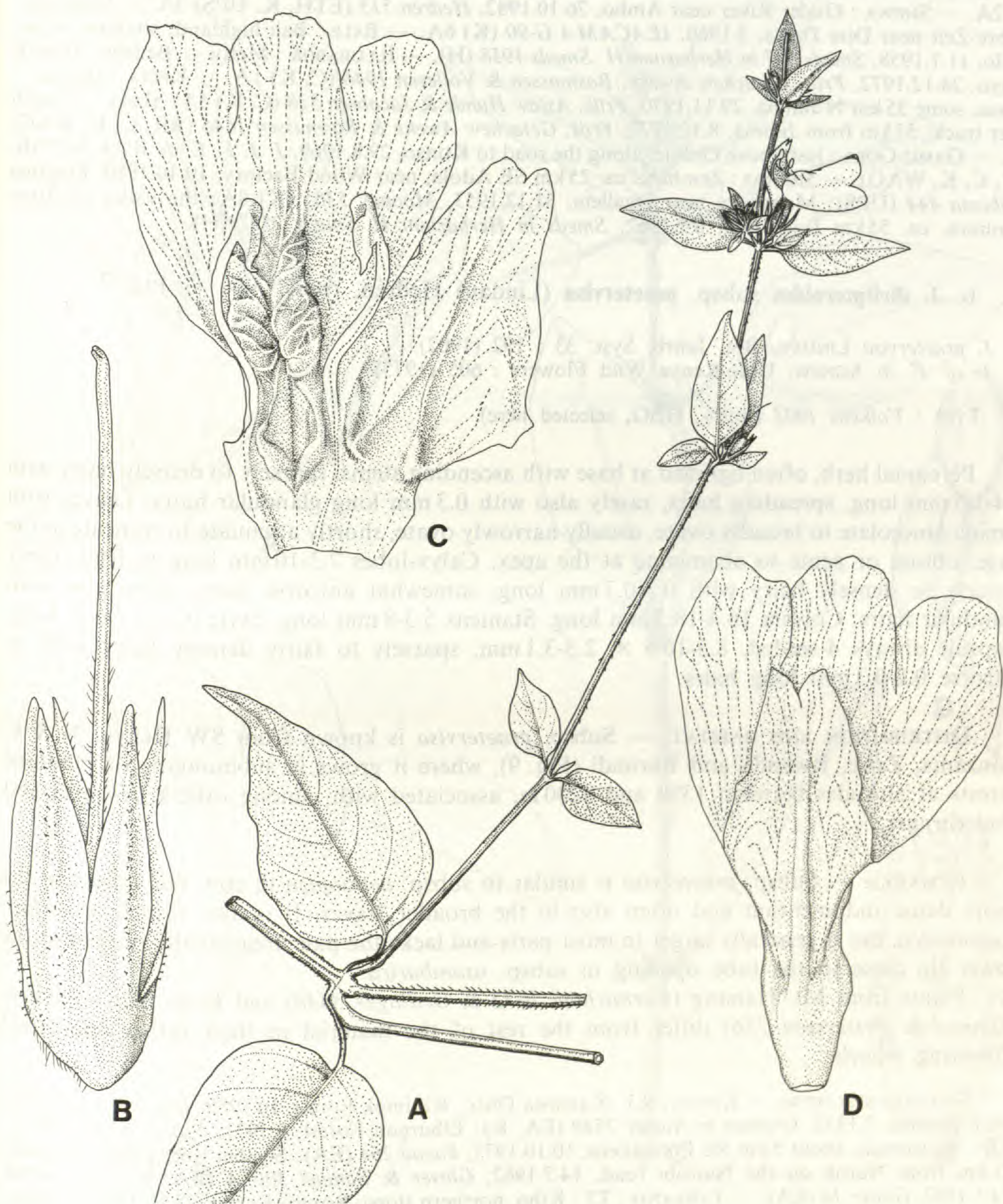


Fig. 6. — **Justicia diclipteroides** subsp. **aethiopica** Hedrén : **A**, habit × 0.6 ; **B**, calyx with pistil × 6.9 ; **C**, opened corolla × 3.3 ; **D**, corolla × 3.3. A from *J. J. F. E. de Wilde 5677* (WAG), B-D from *Hedrén 513* (UPS).

SELECTED SPECIMENS. — ETHIOPIA; WELEGA : Anfilo, near Dembidollo, 2.3.1957, *Mooney 6861* (FT, K) 2A. — SHEWA : Guder River near Ambo, 26.10.1982, *Hedrén 513* (ETH, K, UPS) 3A. — HARERGE : Debre-Zeit near Dire Dawa, 5.1960, *IEACAMA G-90* (K) 6A. — BALE : Bali highland, southern slope, Dello, 11.1.1958, *Smeds 597 in Herbarium H. Smeds 1958* (H). — ILLUBABOR : Mettu — Bedelle, 10 km E Yaiyo, 24.12.1972, *Friis, Getachew Aweke, Rasmussen & Vollesen 1946* (C, K) 1A. — KEFFA : Jimma — Cossa, some 35 km N Jimma, 29.11.1970, *Friis, Asfaw Hunde & Jacobsen 528* (C, K) 5A; Sheki — Gogeb river track, 57 km from Jimma, 8.12.1972, *Friis, Getachew Aweke & Rasmussen 1646* (BR, C, K, WAG) 7A. — GAMU-GOFA : just above Gidole, along the road to Konso, 29.8.1969, *J. J. F. E. de Wilde 5677* (B, BR, C, K, WAG). — SIDAMO : Zembaba ca. 25 km SE Adola, near Wood Factory, 19.10.1980, *Ensermu Kelbessa 444* (UPS); Manafisha near Irgallem, 31.12.1953, *Mooney 5365* (K) 8A; the valley of River Bonhora, ca. 55 km E Wondo, 6.2.1962, *Smeds in Herbarium H. Smeds 2527* (H).

b. **J. diclipteroides** subsp. **praetervisa** (Lindau) Hedrén, *comb. nov.* — Fig. 7.

— *J. praetervisa* LINDAU, Bot. Jahrb. Syst. 33 : 192 (1902).
— *J. sp. E. in* AGNEW, Upl. Kenya Wild Flowers : 605 (1975).

TYPE : *Volkens 1903* (lecto-, HBG, selected here).

Perennial herb, often lignified at base with ascending stems, sparsely to densely hairy with 0.4-1.5 mm long, spreading hairs, rarely also with 0.3 mm long glandular hairs. Leaves with lamina lanceolate to broadly ovate, usually narrowly ovate, shortly attenuate to truncate at the base, obtuse or acute to acuminate at the apex. Calyx-lobes 7.3-10 mm long in fruit, fairly densely to densely hairy with 0.3-0.7 mm long, somewhat antrorse hairs, often also with glandular hairs. Corolla 16.4-18.5 mm long. Stamens 5.3-8 mm long. Style 9.1-11.5 mm long. Capsule always 4-seeded, 8.3-10.5 × 2.3-3.1 mm, sparsely to fairly densely hairy with ± retrorse 0.2-0.3 mm long hairs.

DISTRIBUTION AND HABITAT. — Subsp. *praetervisa* is known from SW Kenya, N & C Tanzania, Zaire, Rwanda and Burundi (Fig. 9), where it grows in submontane or montane forests at altitudes between 1380 and 3200 m, associated with, among others, *Hagenia* and *Podocarpus*.

REMARKS. — Subsp. *praetervisa* is similar to subsp. *aethiopica* in size, but differs in the more dense indumentum and often also in the broader leaves. It is also similar to subsp. *usambarica*, but is generally larger in most parts and lacks the pale area usually present at the lower lip close to the tube opening in subsp. *usambarica*.

Plants from Mt. Hanang (*Carmichael 1672 & Geilinger 3448*) and Kolo Mtn. (*Hedrén, Kibuwa & Pettersson 756*) differ from the rest of the material in their rather condensed flowering whorls.

SELECTED SPECIMENS. — KENYA; K3 : Kamasia Distr., Katimok Forest, 10.1930, *Dale 2439* (BM, K); Maji Mazuri, 7.1932, *Graham in Napier 2548* (EA, K); Elburgon Forest, 9.1933, *Napier 6108* (EA). — K6 : Nguruman, about 5 km SE Entasekera, 10.10.1977, *Fayad 264* (EA); Siyabei river gorge, Oloroadi, 21 km from Narok on the Nairobi road, 14.7.1962, *Glover & Samuel 3097A* (EA, K); Loitokitok, 14.5.1962, *Gower 16* (EA). — TANZANIA; T2 : Kibo, northern slope, Rongai Forest, 25.12.1932, *Geilinger 4949* (Z) 12F; Kilimanjaro, W slope, E Lemosho Glades, 12.1.1970, *Holm & Holm 11* (K, UPS, WAG) 11F; Kilimanjaro, E slope, 29.3.1934, *Schlieben 5001* (BM, BR, G, HBG, LISC, M, P, S, Z) 10F; Kilimanjaro, Useri Forest, 4.1894, *Volkens 1903* (HBG, WU); Arusha Distr., 28.9.1932, *Burtt 4113* (K)



Fig. 7. — **Justicia diclipteroides** subsp. **praetervisa** (Lindau) Hedrén : **A**, opened corolla × 3.3 ; **B**, corolla × 3.3 ; **C**, habit × 0.6 ; **D**, left anther × 14.3 ; **E**, calyx × 6.9. A, B, D from *Hedrén, Leliyo & Pettersson 1149* (UPS), C from *Ivens 949* (EA).

15F ; Arumeru Distr., Mt. Meru, slopes to the W of the summit, 9.3.1985, *Hedrén, Lelyio & Pettersson 1149* (NHT, UPS) 16F ; Arusha, 7.1957, *Ivens 949* (EA) ; Mt. Meru, Temi River, 9.5.1965, *Richards 20394* (K) 13F ; Mt. Meru, SW Olmotony, 21.2.1969, *Richards 24105* (K) 14F ; Ngorongoro Forest, N Lake Njarasa, 13.11.1932, *Geilinger 3689* (K, Z) ; Mbulu Distr., Mt. Hanang, Nangwa river valley, 5.6.1969, *Carmichael 1672* (BR, EA, K) ; Mt. Hanang, 3.11.1932, *Geilinger 3448* (Z). — T5 : Dodoma Distr., Disoma Hill, 1.4.1974, *Richards & Arasululu 29123* (EA, K) ; Kondoa Distr., Kolo Mtn., 9.3.1985, *Hedrén, Kibuwa & Pettersson 756* (NHT, UPS) 18F. — T7 : Mufindi, 27.9.1934, *Davies 949* (BR, EA, K) ; Uhehe Plateau, Dabaga, 6.9, *Geilinger 1964* (Z) ; Mufindi Distr., Penny Penns Farm, 30 km W Mafinga on the Madibira road by the Ndembera River, 21.5.1986, *Lovett, Lovett, Congdon & Bidgood 741* (K) ; Luhomero Massif, 11.8.1985, *Rodgers & Hall 4322* (K). — ZAIRE : mountains to the west of Lake Kivu, Tshibinda, 2-3.1929, *Humbert 7358* (BR, P). — RWANDA : Cyangugu Distr., Nyungwe Forest, surroundings of Uryititi, 21.5.1971, *Bouxin 841* (BR) ; Kivumu Distr., Mukura Forest, Rukoko, 18.8.1984, *Lejoly 84/509* (BRLU). — BURUNDI : Muramwya Prov., Teza, 21.6.1981, *Reekmans 10713* (BR, EA, MO, WAG) 17K.



Fig. 8. — **Justicia diclipteroides** subsp. **megaensis** Hedrén : **A**, opened corolla × 3.3 ; **B**, corolla × 3.3 ; **C**, habit × 0.6. A from *Gillett 14309* (K), B from *Mooney 9840* (WAG) and C from *Gillett 14309* (EA).

c. **J. diclipteroides** subsp. **megaensis** Hedrén, *subsp. nov.* — Fig. 8.

Subspecies nova, foliis latis, subspeciei kibarianiensi *similis, sed ab ea labio supero corollae latiore differt.*

TYPE : *Gillett 14309* (holo-, K; iso-, BR, EA, FT, W).

Probably perennial herb with ascending to erect, lignified stems, ± densely hairy with 0.9-1 mm long, erect hairs, sometimes also with few glandular hairs. Leaves with lamina narrowly to broadly ovate, shortly attenuate to truncate at the base, obtuse or acute to acuminate at the apex. Calyx-lobes ca. 7.5 mm long in fruit with fairly numerous, 0.5-0.6 mm long, somewhat antrorse hairs, together with glandular hairs. Corolla 13.6-13.8 mm long; upper lip less than twice as long as wide. Stamens 5.5-5.8 mm long. Capsule always 4-seeded, ca. 7.8 × 2.5 mm, rather densely hairy with somewhat retrorse, 0.3 mm long hairs.

DISTRIBUTION AND HABITAT. — This subspecies is only known from Mega Mt. in southern Ethiopia (Fig. 9). It grows in submontane, often degraded *Juniperus* communities at altitudes between 1950 and 2200 m.

REMARKS. — This subspecies is similar to subsp. *praetervisa* in corolla size and in the indumentum of the stem. The leaf-shape resembles that of subsp. *kibarianiensis*. The upper lip of the corolla is broader than in the other subspecies and in this character it resembles *J. afromontana* Hedrén, from which it differs, however, in the broad leaves with long petioles and in the not condensed flowering whorls.

SPECIMENS EXAMINED. — ETHIOPIA; SIDAMO : Mega Mt., 7.9.1953, *Bally 9135* (K); *ibid.*, 17.11.1952, *Gillett 14309* (BR, EA, FT, K, W) 39B; *ibid.*, 23.10.1962, *Mooney 9840* (WAG) 40B.

d. **J. diclipteroides** subsp. **usambarica** Hedrén, *subsp. nov.* — Fig. 10.

Subspecies nova, subspeciebus praetervisae *et* nierensi *similis, quoad amplitudinem corollae inter illas, macula alba labio inferno prope tubum praedito.*

TYPE : *Hedrén, Borhidi, Sebsebe Demissew, Iversen, Mziray & Pocs 84831* (holo-, UPS; iso-, K, NHT, VBI).

Annual to usually perennial herb with decumbent to ascending stems often lignified at the base, sparsely to rather densely hairy with 0.3-0.7 mm long, erect to retrorse hairs, rarely also with 0.2-0.3 mm long glandular hairs. Leaves with lamina lanceolate to ovate, shortly attenuate to cordate, usually truncate at the base, obtuse to acute at the apex. Calyx-lobes 6-9 mm long in fruit with few to fairly numerous 0.2-0.4 mm long, somewhat antrorse hairs, sometimes also with 0.2 mm long glandular hairs. Corolla usually with a pale area at the lower lip near the tube opening, (9.5-)12.9-16.7 mm long. Stamens 4.6-6.9 mm long. Style 8.4-11.2 mm long. Capsule always 4-seeded, (5.1-)6.2-9 × 2-3 mm with few to fairly numerous 0.2-0.3 mm long, somewhat retrorse hairs, usually confined to the upper part.

DISTRIBUTION AND HABITAT. — Subsp. *usambarica* is restricted to the W Usambara Mts. and the adjacent S Pare Mts. in Tanzania (Fig. 9), where it grows in forest clearings, secondary bushland and plantations, etc., at altitudes between 1300 and 2310 m.

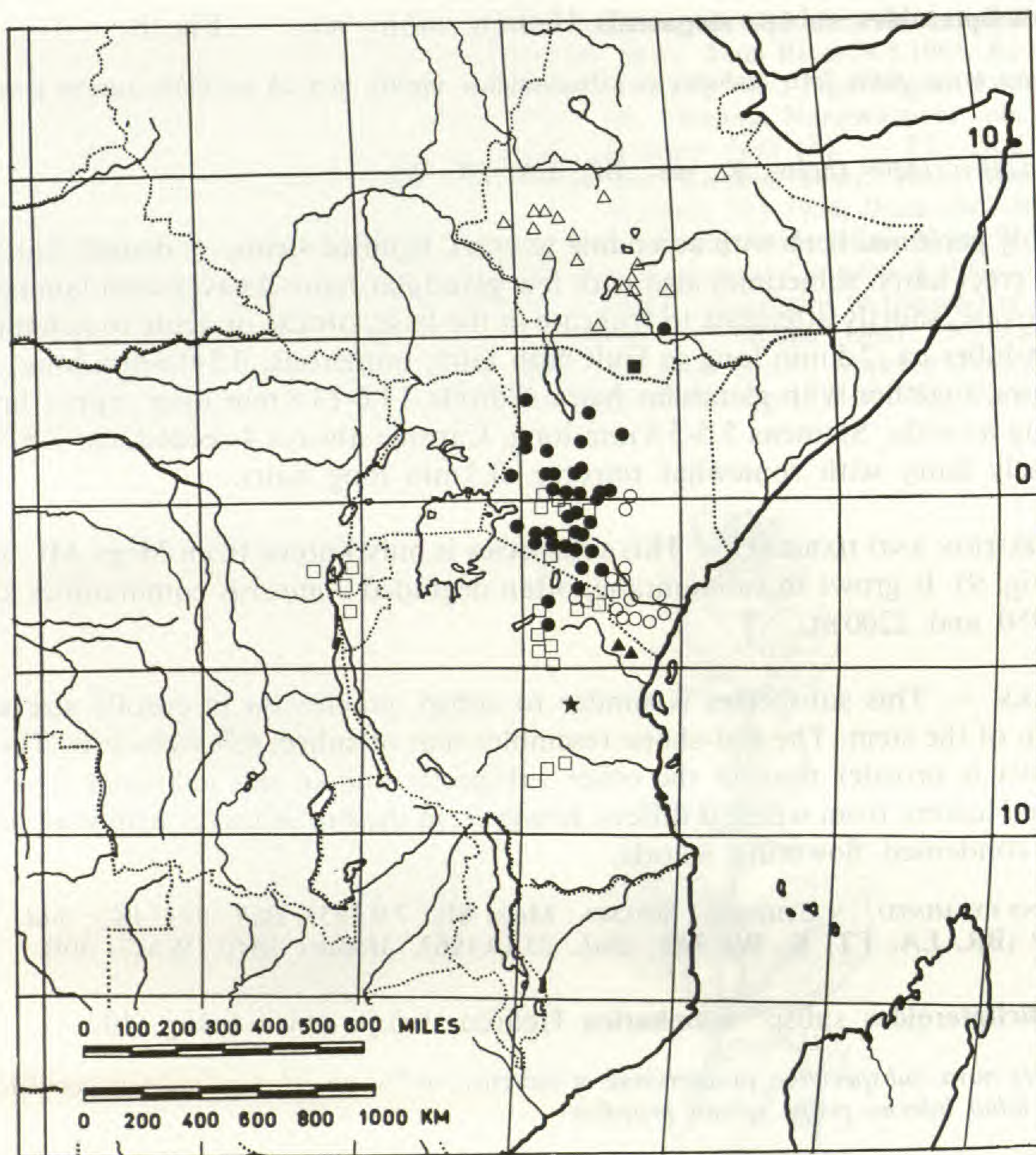


Fig. 9. — Distribution of **Justicia diclipteroides** subsp. **aethiopica** (open triangles), subsp. **megaensis** (filled square), subsp. **nierensis** (dots), subsp. **diclipteroides** (circles), subsp. **praetervisa** (open squares), subsp. **usambarica** (filled triangles) and subsp. **kibarianiensis** (star). One symbol may represent several collections.

REMARKS. — This subspecies is similar to subsp. *praetervisa*, but has a smaller corolla with a pale area at the lower lip near the tube opening. It approaches subsp. *nierensis* in corolla size, but this again lacks the pale area of the lower lip and is also often found with 1-seeded, weakly spiny fruits.

The variation in corolla size within subsp. *usambarica* seems to be largely environmentally conditioned, plants growing exposed being smaller with smaller corollas (Fig. 10A) and capsules. *Verdcourt & Greenway 335* is extreme in this respect.

SELECTED SPECIMENS. — TANZANIA ; T3 ; South Pare Mts. : Suji, 1.3.1915, *Peter 60124, Exkursion O.III.66* (K). — West Usambara Mts. : Magamba, 18.7.1954, *Faulkner 1464* (BR, K, S) 22H ; Magamba — Mkuzi, 17.1.1970, *Archbold 1191* (DSM, K) 26H ; Mkusi, 13.4.1953, *Drummond & Hemsley 2100* (BR,

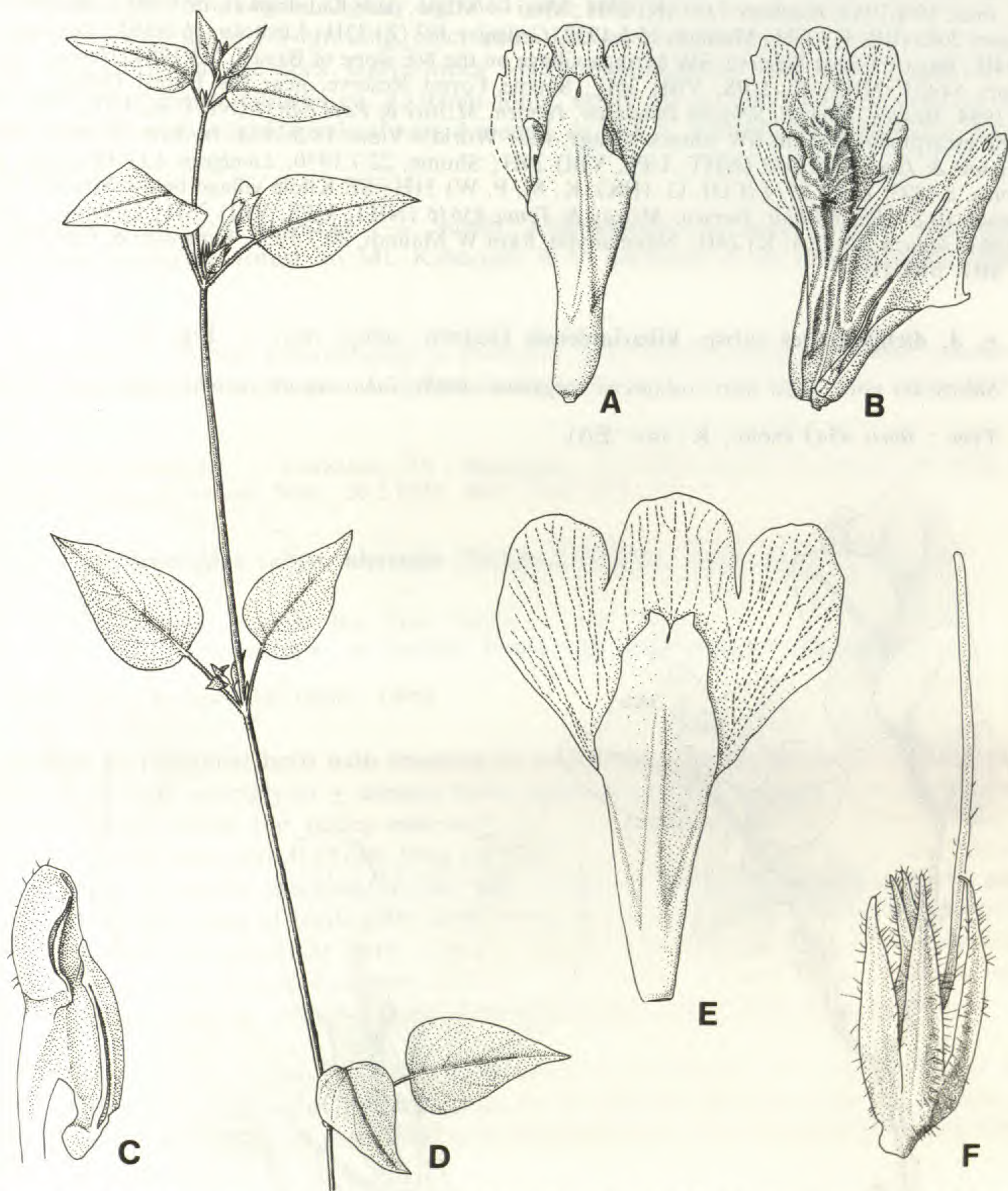


Fig. 10. — **Justicia diclipteroides** subsp. **usambarica** Hedrén : **A**, corolla × 3.3 ; **B**, opened corolla × 3.3 ; **C**, left anther × 14.3 ; **D**, habit × 0.6 ; **E**, corolla × 3.3 ; **F**, calyx with pistil × 6.9. A, B, E, F from *Hedrén, Mziray & Poćs 84425* (UPS, A & B from original collection, E corolla from plant grown in greenhouse at Uppsala Botanical Garden), C from *Hedrén et al. 84831* (UPS) and D from *Mgaza 399* (EA).

EA, K, LISC, S) 20H; *ibid.*, 7.7.1932, *Geilinger 729* (K, Z) 32H; *ibid.*, 8.7.1950, *Williams 45* (EA, K) 23H; *ibid.*, 10.4.1953, *Faulkner 1151* (K) 25H; Mtai — Mlalo, near Kidologwai, 19.5.1953, *Drummond & Hemsley 2665* (BR, K) 27H; Malindi, 15.6.1932, *Geilinger 307* (Z) 33H; Lushoto, 16.6.1932, *Geilinger 391* (Z) 34H; Baga I Forest Reserve, SW Mzinga village on the NE slope of Baga I, 2.3.1984, *Hedrén, Mziray & Pocs 84425* (NHT, K, UPS, VBI) 30H; Shume Forest Reserve, near the Forest Officer's house, 13.3.1984, *Hedrén, Borhidi, Sebsebe Demissew, Iversen, Mziray & Pocs 84831* (NHT, K, UPS, VBI) 35H; Shume escarpment, 2-3 km SW Shume village, near World's View, 18.3.1984, *Hedrén, Borhidi, Sebsebe Demissew & Iversen 841072* (NHT, UPS, VBI) 29H; Shume, 22.7.1970, *Lundgren 1* (UPS) 21H; Kwa Mshuza, 8.1893, *Holst 8914* (COI, G, HBG, K, M, P, W) 31H; SE Kilole village below Mtumbi Forest Reserve, 10.2.1985, *Borhidi, Iversen, Mziray & Temu 85616* (NHT, UPS, VBI) 28H; Lushoto — Gare, 2.6.1961, *Mgaza 399* (EA, K) 24H; Ndamanyilu, 8 km W Malindi, 30.7.1950, *Verdcourt & Greenway 335* (K, MO, SRGH).

e. **J. diclipteroides** subsp. **kibarianiensis** Hedrén, *subsp. nov.* — Fig. 11.

Subspecies nova, foliis latis, subspeciei megaensi *similis, labio supero corollae angustiore distincta.*

TYPE : *Burtt 4543* (holo-, K; iso-, EA).



Fig. 11. — **Justicia diclipteroides** subsp. **kibarianiensis** Hedrén : **A**, habit × 0.6; **B**, opened corolla × 3.3; **C**, corolla × 3.3. A from *Hornby & Hornby 497* (K), B, C from *Burtt 4543* (K).

Probably perennial herb, slightly lignified with suberect to erect stems, densely to very densely hairy with up to 1.5 mm long, erect hairs. Leaves with lamina broadly ovate, truncate at the base, obtuse at the apex. Calyx-lobes 5-6.2 mm at anthesis, with fairly numerous 0.5-1 mm long erect hairs. Corolla ca. 13.9 mm long; upper lip at least twice as long as wide. Stamens ca. 5.5 mm long. Capsule always 4-seeded, ca. 6.8 × 2.1 mm with rather few, 0.4 mm long hairs at the apex.

DISTRIBUTION AND HABITAT. — Subsp. *kibarianiensis* is known from margins of submontane evergreen forest on Mt. Kibariani in C Tanzania at an altitude of ca. 1800 m (Fig. 9).

REMARKS. — Subsp. *kibarianiensis* is probably most closely related to subsp. *praetervisa* which it resembles in corolla size. It differs in the more hairy suberect to erect stems and the broad leaves.

SPECIMENS EXAMINED. — TANZANIA; T5 : Mpwapwa, 27.2.1933, *Hornby & Hornby 497* (EA, K); Mpwapwa Distr., Kibariani Mtn., 26.2.1933, *Burtt 4543* (EA, K).

f. **J. diclipteroides** subsp. **nierensis** (Mildbr.) Hedrén, *comb. nov.* — Fig. 12.

— *J. nierensis* MILDBR., Notizbl. Bot. Gart. Berlin 9 : 502 (1926).
— *J. diclipteroides* "upland form" *in* AGNEW, Kenya Upl. Wild Flowers : 605 (1975).

TYPE : *Fries & Fries 200* (holo-, UPS).

Annual to perennial herb with creeping to ascending, rarely erect stems that are often lignified at the base, sparsely to ± densely hairy, especially below the nodes, with up to 1.5 mm long erect hairs below the nodes and with 0.2-1 mm long, somewhat retrorse hairs at internodes, rarely also with 0.15 mm long glandular hairs. Leaves with lamina lanceolate to ovate, cordate to shortly attenuate at the base, obtuse to obtusely acuminate at the apex. Calyx-lobes 5-8 mm long in fruit, with fairly numerous 0.2-0.5 mm long, somewhat antrorse hairs, often also with glandular hairs. Corolla 9.8-12.5 mm long. Stamens 3.5-4.8 mm long. Style 6.1-8.9 mm long. 4-seeded capsule 5.7-7.8 × 1.9-2.6 mm, sparsely to densely hairy with 0.2-0.3 mm long, erect to retrorse hairs, 1-seeded weakly spiny fruit often present.

DISTRIBUTION AND HABITAT. — Subsp. *nierensis* is distributed over upland Kenya and adjacent parts of Tanzania and Ethiopia (Fig. 9), at altitudes between 1000 and 2400 m, in forest, grassland, etc., often at roadsides or in disturbed sites. It is associated with e.g. *Olea*, *Calodendron* and *Helinus*.

REMARKS. — This subspecies is rather uniform throughout upland Kenya. In stem indumentum and habitat preferences it is usually distinct from subsp. *diclipteroides* which has stems with long, erect hairs intermixed with shorter, glandular hairs and is confined to drier lowland areas of eastern Kenya and northern Tanzania. From northern Tanzania there are some collections that in their indumentum seem to connect subsp. *nierensis* with subsp. *diclipteroides*, i.e. *Richards 25530*, *Greenway & Kanuri 11322 & 11886*.



Fig. 12. — **Justicia diclipteroides** subsp. **nierensis** (Mildbr.) Hedrén : **A**, corolla × 3.3 ; **B**, opened corolla × 3.3 ; **C**, habit × 0.6 ; **D**, calyx with pistil × 6.9. A, B, D from *Karlström 400* (UPS cult.), C from *van Someren 5* (EA).

SELECTED SPECIMENS. — ETHIOPIA ; SIDAMO : Bitata, 20 km from Negele on road to Kebre Menghist (Adola), 24.5.1983, *Gilbert, Ensermu Kelbessa & Vollesen 7802* (K). — KENYA ; K1 : Lerogi Forest on Karisia Hills at top of pass between Barsaloi and Maralal, 22.11.1977, *Carter & Stannard 609* (K); Marsabit Distr., Marsabit Forest, 9.8.1968, *Faden 68/545* (K); Maralal, 4.9.1963, *Mackinnon 5* (K) 50C. — K2 : Moruassigar, 14.2.1965, *Newbould 7089* (EA). — K3 : Mt. Elgon, 12.6.1938, *Andersen 261* (S) 46C ; Aberdares, 5.8.1914, *Battiscombe 855* (K) 47C ; Baringo Distr., near Kabarsero, 1.9.1975, *Bonnefille & Riollet 3* (EA) ; Laikipia Distr., ca. 50 km N Rumuruti, near Colchecio Lodge, 5.11.1978, *Hepper & Jaeger 6619* (EA, K) 54C. — K4 : Mweiga by Nyeri, 23.4.1967, *Agnew & Agnew 9153* (MO) 55C ; Nieri Forest, 21.12.1921, *Fries & Fries 200* (UPS) ; Nairobi, 4.12.1952, *Kanure in EAH 10271* (K) 51C ; Nairobi, 15.5.1956, *Verdcourt 1488* (BR, K, MO) 52C ; Nairobi, Kenya Science Teachers College, 12.1.1971, *Karlström 400* (GBG, UPS cult.) ; near Nairobi, 8.1903, *Whyte s.n.* (K) 53C ; Karen, 8.1973, *van Someren*

5 (EA); Machakos Distr., S end Mua Hills, 2.2.1969, *Napper 1848* (BR, K); Machakos Distr., Emali — Makueni, Muoni drift, 26.2.1969, *Napper 1899* (K). — K6 : Narok Distr., Olosendo Area, 19.6.1961, *Glower, Gwynne, Samuel & Tucker 1827* (BR, K); Narok Distr., Masai Mara Game Reserve, Talek Mara, 20.3.1973, *Jonsson 635* (UPS) 49C; Kajiado Distr., Nairobi — Magadi road, km 40, 19.2.1969, *Napper, Greenway & Kanuri 1875* (BR, K, P) 48C. — TANZANIA; T2 : Longido Mt, 25.10.1976, *Peterson 209* (EA); Masai Distr., Engaruka road, gorge and river below the escarpment, 25.2.1970, *Richards 25530* (K) 59G; Mbulu Distr., Lake Manyara Nat. Park, Endabash River, 6.3.1964, *Greenway & Kanuri 11322* (K) 57G; *ibid.*, Chem Chem River, 22.6.1965, *Greenway & Kanuri 11886* (BR, EA, K) 58G.

Subsp. aff. subsp. *nierensis* : KENYA; K6 : Oleikatorror Escarpment, 32 km from Narok on the Nairobi road, 14.7.1962, *Glover & Samuel 3136* (K) 69J.

g. **J. diclipteroides** Lindau subsp. **diclipteroides**. — Fig. 13.

— *J. taylori* S. MOORE, J. Bot. Lond. 39 : 303 (1901). Type : *Taylor s.n.*, 1888 (holo-, BM).

Annual to perennial, ascending to erect herb, often with ± lignified stems, ± densely hairy with usually erect, 0.3-2 mm long hairs mixed with 0.2-0.6 mm long glandular hairs.

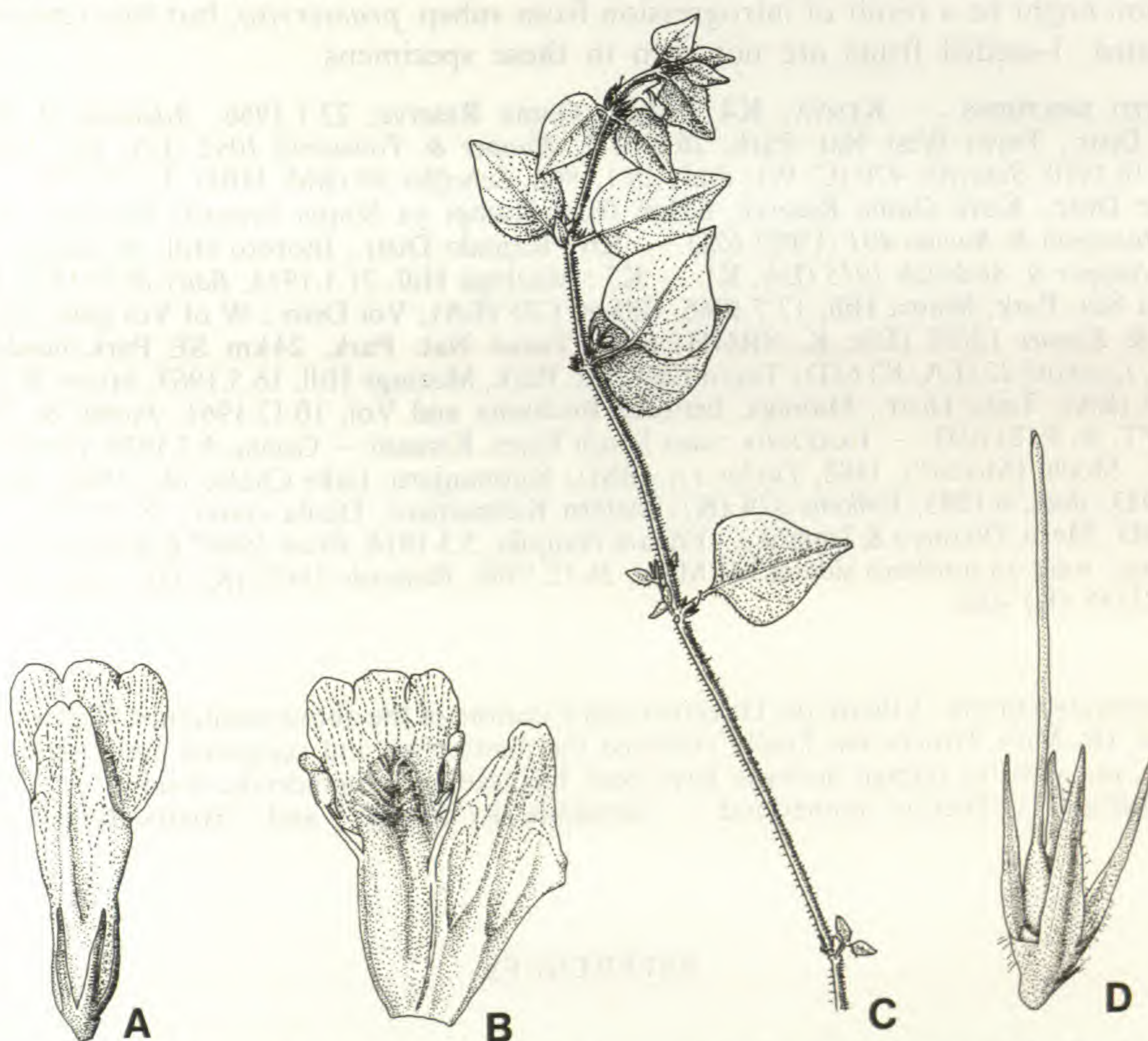


Fig. 13. — **Justicia diclipteroides** subsp. **diclipteroides** : A, flower × 3.3; B, opened corolla × 3.3; C, habit × 0.6; D, calyx with pistil; one calyx-lobe detached × 6.9. A, B, D from *Bally 8618* (K), C from *Moore & Sheldrick TNP/E/143* (EA).

Leaves with lamina narrowly ovate to ovate, shortly attenuate to cordate, usually truncate at the base, acute to obtuse at the apex. Calyx-lobes 2.7-7 mm long in fruit, ± densely hairy with 0.2-0.6 mm long, erect hairs, usually also with 0.2-0.5 mm long glandular hairs. Corolla 8.2-11.5 mm long. Stamens 3.2-4.5 mm long. Style 5.4-7.9 mm long. 4-seeded capsule 4.5-9 × 1.7-2.6 mm, usually densely hairy with 0.1-0.3 mm long, somewhat retrorse hairs; 1-seeded, weakly spiny fruits often present.

DISTRIBUTION AND HABITAT. — This subspecies is distributed over drier areas of Kenya and northern Tanzania (Fig. 9), at altitudes between 250 and 1650 m, and is associated with e.g. *Euphorbia, Boscia, Commiphora, Combretum, Terminalia, Strychnos, Acacia* and *Lannea* in dry forest and bushland, or on rocky outcrops, etc.

REMARKS. — Subsp. *diclipteroides* is similar to subsp. *nierensis*, but differs in the type of indumentum of the stem (see also under subsp. *nierensis*). Some densely hairy, small-flowered, but eglandular plants from the lower slopes of Mt. Meru in Tanzania (*Richards 23478* & *23516, Peter 59947*) are here also included in subsp. *diclipteroides*. Their character combination might be a result of introgression from subsp. *praetervisa*, but this remains to be demonstrated. 1-seeded fruits are not seen in these specimens.

SELECTED SPECIMENS. — KENYA; K4 : Meru Game Reserve, 22.1.1966, *Adamson 4* (EA, K); Machakos Distr., Tsavo West Nat. Park, 26.2.1977, *Hooper & Townsend 1062* (EA, K); Ukambani, Kibwesi, 7.10.1910, *Scheffler 420* (C, W); *ibid.*, 28.1.1906, *Scheffler 88* (BM, HBG, K, P) 67D. — K4/7 : Tana River Distr., Kora Game Reserve, 63 km from Kampi ya Simba towards Maringi, 30.5.1983, *Mungai, Mutangah & Rucina 401* (UPS) 62D. — K6 : Kajiado Distr., Iltoroto Hill, SE Sultan Hamud, 26.2.1969, *Napper & Abdallah 1915* (EA, K). — K7 : Mazinga Hill, 31.1.1953, *Bally 8618* (EA, K) 64D; Tsavo West Nat. Park, Murca Hill, 17.7.1966, *Gilbert C25* (EA); Voi Distr., W of Voi gate, 19.12.1966, *Greenway & Kanuri 12782* (EA, K, SRGH) 66D; Tsavo Nat. Park, 24 km SE Park headquarters, 26.11.1968, *Lenthold 22* (EA, K) 65D; Tsavo East Nat. Park, Mazinge Hill, 16.5.1963, *Moore & Sheldrick TNP/E/143* (EA); Taita Distr., Maunga, between Buchuma and Voi, 10.12.1961, *Polhill & Paulo 943* (BR, EA, FT, K, P, S) 63D. — TANZANIA : east South Pares, Kisuani — Gonja, 4.2.1930, *Greenway 2128* (K). — T2 : Mochi (Moshi?), 1888, *Taylor s.n.* (BM); Kilimanjaro, Lake Chala, 14.7.1968, *Bigger 1993* (EA, K) 61D; *ibid.*, 6.1893, *Volkens 319* (K); eastern Kilimanjaro, Djalla crater, 18.12.1932, *Geilinger 4778* (Z) 60D; Meru, Olvonyo & Isamba — Engare Nanjuki, 5.3.1914, *Peter 59947 Exkursion O.I.55* (K); Arusha Distr., road on northern side of Mt Meru, 26.12.1968, *Richards 23478* (K) 43E; *ibid.*, 29.12.1968, *Richards 23516* (K) 42E.

ACKNOWLEDGEMENTS : I thank the Directors and Curators of the above-mentioned Herbaria for loan of material. Dr. Mats THULIN has kindly criticised the manuscript and suggested many improvements. Field-work and visits to foreign herbaria have been financed by "Enanderska fonden", "Håkanssons resestipendiefond", "Hiertas minnesfond", "Sernanderska fonden" and "Hierta-Retzius stipendiefond".

REFERENCES

BLACKITH, R. E. & REYMENT, R. A., 1969. — *Multivariate morphometrics*. Academic Press.

HEDRÉN, M., 1986. — Two new species of Justicia sect. Harnieria (Acanthaceae) from Tanzania. *Nord. J. Bot.* 6 : 301-306.

HOLMGREN, P. K., 1984. — Additions to Index Herbariorum, Part I, The herbaria of the world, edition 7 (II). *Taxon* 33 : 748-751.

HOLMGREN, P. K., KEUKEN, W. & SCHOFIELD, E. K., 1981. — Index Herbarium I. The Herbaria of the world, ed. 7. *Regnum Veg.* 106.

KRUSKALL, J. B., 1964. — Non-metric multidimensional scaling; a numerical method. *Psychometrica* 29 : 1-27.

POLHILL, D., 1970. — *Flora of Tropical East Africa. Index to collecting localities.* Her Majesty's Stationary Office for the Royal Botanic Gardens, Kew.

ROHLF, F. J., KISHPAUGH, J. & KIRK, D., 1974. — *NT-SYS, Numerical taxonomy system of multivariate statistical programs.* State University of New York & Quantra Development Corp.

SOKAL, R. R. & SNEATH, P. H. A., 1963. — *The principles of numerical taxonomy.* Freeman.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4ᵉ sér., **10**, 1988,
section B, *Adansonia,* nº 4 : 369-371.

Une nouvelle espèce du genre *Leptaulus* Bentham (*Icacinaceae*) à Madagascar

J.-F. VILLIERS

Résumé : *Leptaulus madagascariensis* J.-F. Villiers est décrit de Madagascar.

Summary : *Leptaulus madagascariensis* J.-F. Villiers is described from Madagascar.

Jean-François Villiers, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 Paris, France.

Le genre *Leptaulus* Bentham regroupe 5 espèces en Afrique tropicale et à Madagascar où seul *Leptaulus citrioides* Baillon est connu actuellement. Une récolte faite dans le Sud de cette île permet de décrire un nouveau taxon.

Leptaulus madagascariensis J.-F. Villiers, *sp. nov.*

Arbor vel arbuscula (?). Rami glabri. Folia alterna sine stipulis. Petiolus glaber. Lamina glabra coriacea, anguste elliptica vel elliptica, cuneiformis subrotundata ad basim, ± *acuminata ad summum. Inflorescentia lateralis vel sublateralis. Flos hermaphroditus, pentamerus. Sepala imbricata glabra, ciliata ad marginem. Petala solidanta, glabra ; lobus cum eminentia interna carnosa ad summum et villo carnoso interno ad basim. Anthera cum connectivo sine appendiculo. Ovarium pubescens, uniloculare, cum duobus ovulis pendentibus, cum duobus obtusis aculeis ad summum ; stylus excentris. Drupa glabra, ellipsoidea, uniseminalis.*

TYPE : *Debray 2014*, Madagascar, N Fort Dauphin, Sud Massif Tsingafiafy, fl., fr., 4.III.1973 (holo-, P ; iso-, P).

Arbre ou arbuste (?). Rameaux glabres. Feuilles alternes non stipulées. Pétiole glabre long de 4-9 mm, face supérieure fortement canaliculée. Limbe glabre sur les deux faces, coriace, vert sombre à jaunâtre luisant dessus et vert pâle mat dessous sur le sec, étroitement elliptique à elliptique, 3-11 × 1,2-3,5 cm, base cunéiforme à atténuée subarrondie, sommet généralement plus ou moins acuminé obtus, rarement obtus. Nervure médiane glabre sur les deux faces, concave dessus et saillante dessous. Nervures secondaires 4-8 paires, légèrement alternes, ascendantes, arquées, s'anastomosant loin du bord du limbe, saillantes dessus et très saillantes dessous. Reste de la nervation peu dense, obscurément à faiblement saillant dessus et plus ou moins saillant dessous.

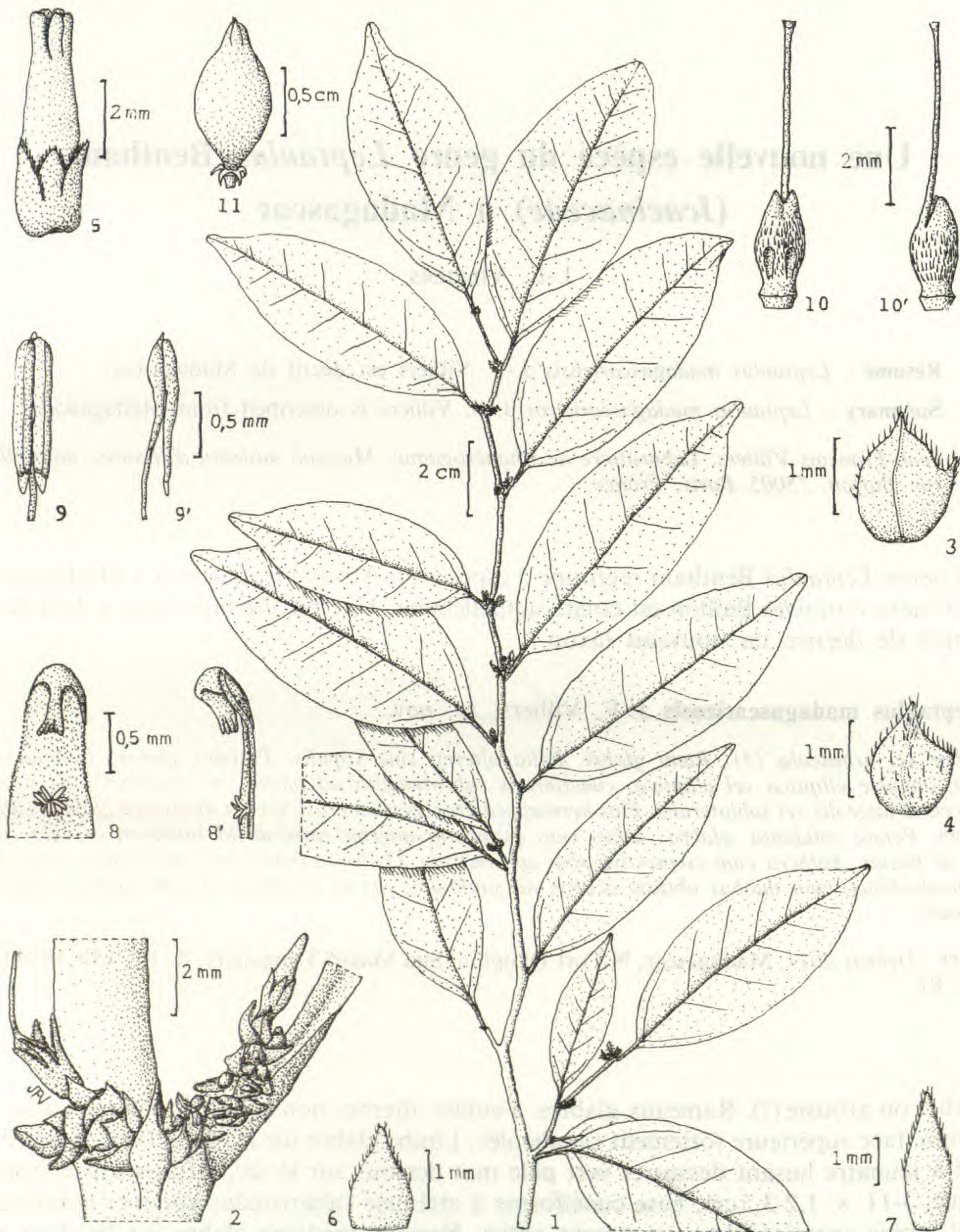


Fig. 1. — **Leptaulus madagascariensis** J.-F. Villiers : **1**, aspect général ; **2**, inflorescence ; **3**, **4**, bractées face externe ; **5**, fleur ; **6**, **7**, sépales face externe ; **8**, **8′**, lobe d'un pétale face interne et profil ; **9**, **9′**, anthère face interne et profil ; **10**, **10′**, pistil ; **11**, fruit. (*Debray 2014*).

pubescentes, à glabres, largement ovées plus ou moins asymétriquement, longues de 1-1,5 mm, sommet aigu à faiblement acuminé. Pédicelle subnul (long de 0,25 mm) plus ou moins pubescent, abscission sommitale. Bouton floral étroitement ovoïde, à sommet faiblement renflé. Fleur hermaphrodite pentamère. Réceptacle charnu épais de 1 mm. Calice à 5 sépales imbriqués, glabres, lancéolés deltoïdes, longs de 1,75-2 mm, à marges ciliées, sommet aigu. Corolle à 5 pétales longs de plus ou moins 5 mm, soudés en tube sur 3,5 mm, glabres, lobes libres étroitement lancéolés elliptiques, longs de 1,5 mm à face interne portant à la base une touffe de poils charnus et au sommet une excroissance charnue papilleuse. Androcée à 5 étamines alternipétales soudées au tube de la corolle; filet libre long de 0,75 mm; anthère apifixe longue de 1,3 mm, ellipsoïde à étroitement oblongoïde à fentes de déhiscence longitudinales introrses, base des loges se terminant en pointe hyaline; connectif épaissi dorsalement à sommet non apiculé ou à très faible pointe aiguë. Gynécée à ovaire pubescent ovoïde uniloculaire à 2 ovules pendants, long de 1,25 mm, à sommet terminé par deux pointes obtuses excentrées; style long de 2,75 mm, excentré, terminé par un stigmate en plateau.

Drupe glabre sauf très éparsement à la base, ellipsoïde, 10 × 6 mm, sommet obtus, base avec calice persistant.

Cette espèce n'est connue que par l'échantillon type.

Leptaulus madagascariensis se distingue de *L. citrioides* par ses feuilles plus nettement étroitement elliptiques et sa nervation moins nette. En outre l'inflorescence est moins latérale; elle est ici pauciflore. Les différences les plus évidentes apparaissent au niveau de la fleur : le bouton floral est plus étroit, le pédicelle est subnul, le calice est glabre, le connectif est dépourvu d'appendice sommital ou avec une très courte pointe et l'ovaire est pubescent.

BIBLIOGRAPHIE

Baillon, H., 1862-1868. — Première étude sur les Mappiées. *Adansonia* 3 : 375.

Bentham, G., *in* Bentham, G. & Hooker, J. D., 1862. — *Genera Plantarum* 1 : 296-351.

Grandidier, G., 1892. — *Histoire Physique, naturelle et Politique de Madagascar*. Bot., Atlas 4 : *tab. 239*.

Perrier de la Bâthie, H., 1944. — Révision des Icacinacées de Madagascar et des Comores. *Mém. Mus. Natl. Hist. Nat.* 18 : 292-293.

Perrier de la Bâthie, H., 1952. — Icacinacées. *Flore de Madagascar et des Comores*, fam. 119 : 10-15, *tab. 3*.

Sleumer, H., 1942. — *Naturlichen Pflanzenfamilien*, ed. 2, 20B : 358.

Villiers, J.-F., 1973. — *Flore du Cameroun* 15 : 57-64, *tab. 14*.

Villiers, J.-F., 1973. — *Flore du Gabon* 20 : 57-64, *tab. 14*.

[illegible] glabres, largement ovées plus ou moins asymétriquement, longues de [illegible] [illegible] [illegible]

[illegible] alvéolé, provenant.

Cette espèce n'est connue que par l'échantillon type.

[illegible]

BIBLIOGRAPHIE

[illegible] 1963-1964. — Quelques [illegible] Madagascar. Adansonia [illegible]
[illegible] & Hallé, N. [illegible]
[illegible] Madagascar [illegible]
[illegible] 1944. — [illegible] Madagascar [illegible]
[illegible] 193-201.
[illegible]
[illegible] 1947. — [illegible]
[illegible] — Flore du Cameroun 16 [illegible]
[illegible] 1973. — Flore du Gabon 20 [illegible]

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **10**, 1988,
section B, *Adansonia*, n° 4 : 373-376.

Quelques nouveautés de la flore ptéridologique de Madagascar

F. RAKOTONDRAINIBE

Résumé : Une espèce nouvelle d'*Asplenium* de Madagascar est décrite ainsi qu'une variété de *Ctenitis ochrorachis* (Baker) Tard. et une forme de *Athyrium scandicinum* (Willd.) Presl var. *scandicinum*. Les combinaisons nouvelles *Cyathea bullata* (Baker) Rakotond. et *Diplazium zakamenense* (Tard.) Rakotond. sont établies.

Summary : A new species of *Asplenium* from Madagascar is described as well as a variety of *Ctenitis ochrorachis* (Baker) Tard. and a form of *Athyrium scandicinum* (Willd.) Presl var. *scandicinum*. The new combinations *Cyathea bullata* (Baker) Rakotond. and *Diplazium zakamenense* (Tard.) Rakotond. are established.

France Rakotondrainibe, Etablissement Supérieur des Sciences, Laboratoire de Botanique, BP 906, Antananarivo, Madagascar et *Laboratoire de Phytomorphologie de l'EPHE, 16, rue Buffon, 75005 Paris, France.*

L'étude de la flore ptéridologique d'une forêt naturelle d'altitude à Madagascar (RAKOTONDRAINIBE, 1985) a déjà permis d'établir une synonymie entre 3 taxons d'*Asplenium* endémiques de l'île : *Asplenium poolii* Baker, *A. gregoriae* Baker et *A. gregoriae* Baker fa. *simplex* C. Chr. (RAKOTONDRAINIBE, 1987). Nous décrivons ici une espèce nouvelle d'*Asplenium*, une variété nouvelle de *Ctenitis*, une forme nouvelle de *Athyrium scandicinum* et établissons deux combinaisons nouvelles, à partir de spécimens observés et récoltés dans cette même forêt.

Asplenium ambohitantelense Rakotond., *sp. nov.* — Fig. 1.

Filix terrestris. Rhizoma erectum vel breviter repens, paleis anguste lanceolatis vestitum, margine integra cellulis parietibus crassis atrobrunneis, luminis luteolis constituta. Frondes caespitosae, 10-25 cm longae, petiolo 7-15 cm longo, lamina 5-7 cm longa. Pinnae 1-2 jugatae, alternae vel suboppositae, 3-6 cm longae, 1,5-2 cm latae, omnes similes papyraceae, ovato-lanceolatae, basi cunoiformi, margine irregulariter sinuosa, apice manifeste emarginato, gemma terminali munito. Numerosi formi intermedii inter frondes juveniles tenuiter serratas et frondes adultas. Sori angusti, elongati, haud laminae marginem attingentes. Sporae reniformes, perispora numerosis crestis longitudinalibus furcatis atque equatoriale ala formata.

Ab A. variabili Hook. *var.* paucijugo (Ballard) Alston *pinnarum apice emarginato, ab* A. emarginato Pal. Beauv. *frondibus minoribus et formis juvenilibus tenuiter serratis, differt.*

TYPE : *Rakotondrainibe 416 b*, forêt d'Ambohitantely, 1300-1500 m, district d'Ankazobe, février 1984 (holo-, P!).

Fougère terrestre à rhizome dressé ou courtement rampant ; écailles du rhizome étroitement lancéolées, à marge entière, formées de cellules à parois épaisses et brun foncé,

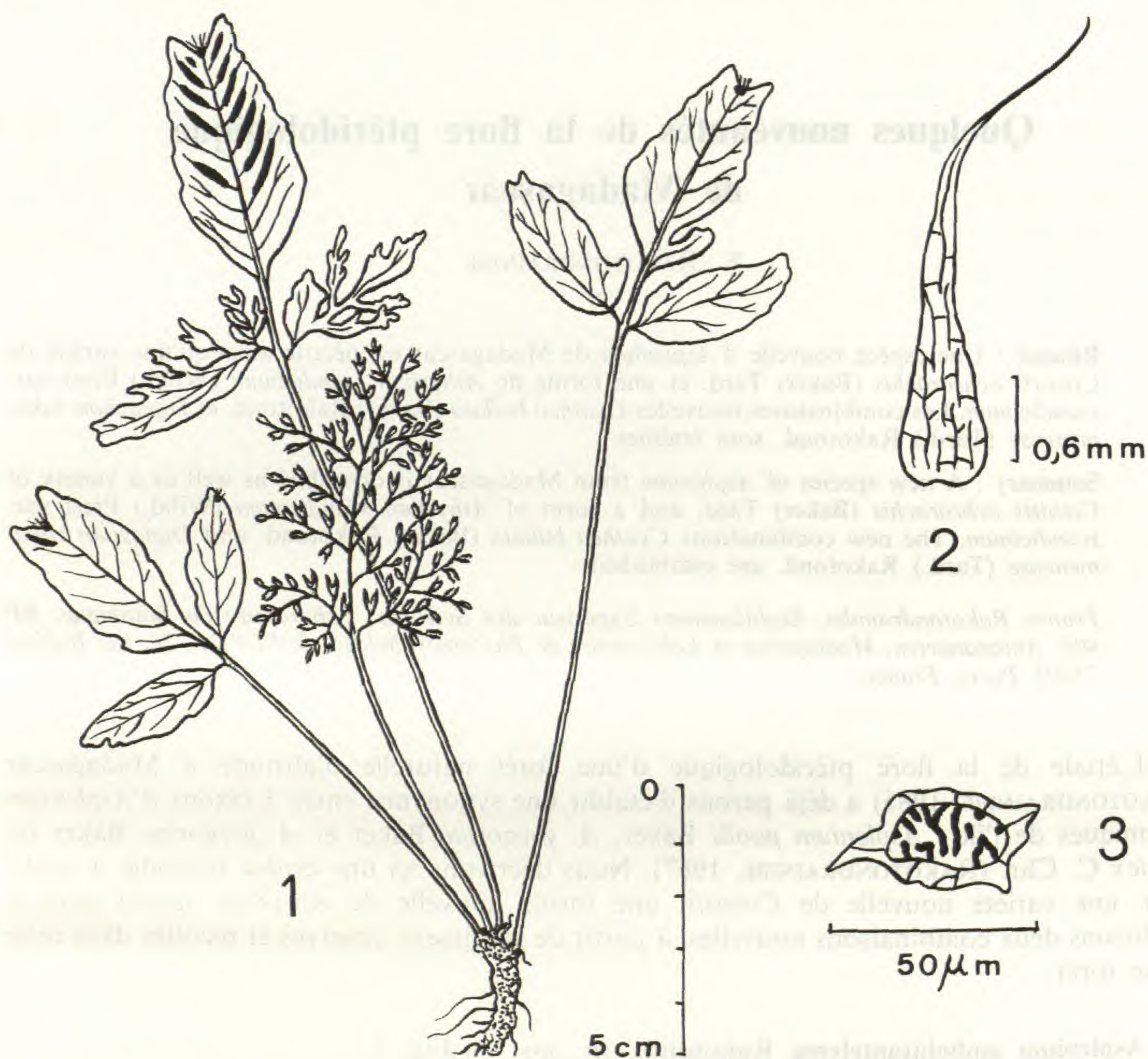


Fig. 1. — **Asplenium ambohitantelense** Rakotond. : **1**, plante entière (*Rakotondrainibe 416 b*, holotype, P) : **2**, écaille du rhizome ; **3**, spore.

lumière jaune pâle. Frondes en touffe, de 10-25 cm de longueur (pétiole : 7-15 cm de longueur, limbe : 5-7 cm de longueur) ; 1-2 paires de pennes alternes ou subopposées ; pennes de 3-6 × 1,5-2 cm, ovale-lancéolée, à marge irrégulièrement sinueuse, base cunéiforme, extrémité nettement émarginée et portant un bourgeon gemmifère terminal ; texture mince. Les frondes de jeunesse sont très finement découpées, bi- à tripennées ; toutes les formes de transition existent entre les frondes de jeunesse et les frondes typiques. Sores étroits et allongés, n'atteignant pas la marge du limbe. Spores réniformes à périspore formée de nombreuses crêtes longitudinales foncées et d'une aile équatoriale complète.

AUTRES MATÉRIELS ÉTUDIÉS : *Rakotondrainibe 416 a, 416 c, 416 d*, forêt d'Ambohitantely, district d'Ankazobe, fév. 1984 (Université de Madagascar).

Espèce rencontrée dans 2 stations distinctes de la forêt d'Ambohitantely, en colonie de 5 à 10 individus, dans un bas-fond, près d'un ruisseau, sur un terrain argileux très sablonneux. Elle est proche de *A. variabile* Hook. var. *paucijugum* (Ballard) Alston mais chez cette dernière, les pennes terminales et latérales sont acuminées et non émarginées. Elle semble encore plus proche de *A. emarginatum* Pal. Beauv. mais, d'une part ses frondes sont beaucoup plus petites : pennes de 10-12 cm de longueur sur 4-5 cm de largeur chez *A. emarginatum* et 3-6 cm de longueur sur 1,5-2 cm de largeur chez *A. ambohitantelense*; d'autre part, *A. emarginatum* ne présente pas de frondes de jeunesse finement découpées comme l'atteste le spécimen *Neré 776* du Zaire (P) dont la plantule, issue du développement d'un bourgeon épiphylle, ne possède que des frondes simples entières.

Ctenitis ochrorachis (Baker) Tard. var. **violacea** Rakotond., *var. nov.*

A var. typica petiolo integre brunneo-violaceo, rachidi costisque infra paleis brunneis, lanceolatis, munitis, soris indusiatis, indusio glabro, persistenti, differt.

TYPE : *Rakotondrainibe 115 c*, forêt d'Ambohitantely, 1300-1500 m, district d'Ankazobe, Madagascar, octobre 1983 (holo-, P!).

Pétiole et rachis brun-violacé sur toute leur longueur, présence d'écailles brunes lancéolées plus ou moins abondantes le long du rachis et des costae, sores recouverts d'une indusie glabre, persistante.

C. ochrorachis var. *violacea* se rencontre dans les mêmes biotopes que la variété type, le long des cours d'eau, mais elle se reconnaît aisément grâce à son port très droit et son limbe sombre vernissé lui donnant l'aspect d'une fougère artificielle. Elle présente également des affinités avec *C. crinita* (Poir.) Tard. La clé de détermination ci-dessous permet de séparer les 3 taxons affines.

1. Frondes stérile et fertile morphologiquement semblables ; écailles du rhizome brun foncé à noires ; pennes divisées jusqu'au costa ; présence de poils courts et glanduleux sur les nervures. *C. crinita*
1'. Fronde fertile légèrement plus longue que la fronde stérile et à pennes plus espacées ; écailles du rhizome brun clair ; pennes divisées profondément mais non jusqu'au costa ; nervures glabres. 2
2. Pétiole violacé ou cuivré à la base, straminé plus haut ; présence d'écailles claires et bulleuses à la face inférieure du rachis et des costae ; sores exindusiés .... *C. ochrorachis* var. *ochrorachis*
2'. Pétiole brun violacé sur toute sa longueur ; présence d'écailles brunes, lancéolées à la face inférieure du rachis et des costae ; sores recouverts d'une indusie glabre. *C. ochrorachis* var. *violacea*

AUTRE MATÉRIEL ÉTUDIÉ : *Rakotondrainibe 116*, forêt d'Ambohitantely, 1300-1500 m, district d'Ankazobe (Université de Madagascar).

Athyrium scandicinum (Willd.) Presl var. **scandicinum** fa. **bipinnata** Rakotond., *fa. nov.*

A forma typica frondibus bipennato-tripennatifidis, interdum ad apicem vel secus rachim gemmiferi, differt.

TYPE : *Rakotondrainibe 526*, forêt d'Ambohitantely, 1300-1500 m, district d'Ankazobe, avril 1985 (holo-, P!).

A. scandicinum fa. *bipinnata* diffère de la forme type *Willdenow 19832* (B!) par la taille du limbe (15-45 cm de longueur sur 4-20 cm de largeur) et sa forme (plus ou moins étroitement lancéolé, bipenné-tripinnatifide), par la présence possible mais non générale de bourgeons épiphylles près de l'apex ou tout le long du rachis.

AUTRES MATÉRIELS ÉTUDIÉS. — MADAGASCAR : *Perrier de la Bâthie 15619*, Mt. Tsaratanana (P); *Humbert 25821*, Massif de Marivorahona, district d'Ambilobe (P); *Correardii s.n.*, vallée de la Mandraka (P); *Rakotondrainibe 86*, forêt de Manjakatompo (Université de Madagascar); *87*, forêt d'Angavokely (Université de Madagascar); *318*, forêt d'Analamazoatra (Université de Madagascar).

A. scandicinum (Willd.) Presl var. *scandicinum* fa. *bipinnata* Rakotond. se rencontre également sur le continent africain, notamment en Tanzanie : *Daubenberger in Rosenstock n° 58* (P!) et au Zaïre : *Humbert 7500*, montagne à l'ouest du lac Kivu (P!).

Cyathea bullata (Baker) Rakotond., *comb. nov.*

— *Alsophila bullata* BAKER, Journ. Linn. Soc., Bot. 15 : 412 (1876).
— *Alsophila boivinii* METT. *in* ETTINGSH., Farnk. : 200 (1865), *non Cyathea boivinii* KÜHN, 1868.
— *Gymnosphaera boivinii* (ETTINGSH.) TARD., Fl. Madag., fam. 4 : 41 (1951).

TYPE : *Pool s.n.* (holo-, K).

Selon la classification des *Cyatheaceae* de HOLTTUM (1963), ce taxon appartient au genre *Cyathea* et à la section *Gymnosphaera*. Il ne doit cependant pas être confondu avec *Cyathea boivinii* Kühn (Fil. Afr. : 162, 1868) appartenant au genre *Cyathea* mais à la section *Cyathea*.

Diplazium zakamenense (Tard.) Rakotond., *comb. nov.*

— *Athyrium zakamenense* TARD., Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, sér. 2, 29 : 292 (1957).

TYPE : *Humbert 17866* (P!).

Cette espèce qui possède des indusies allongées le long des nervures et des sores diplazoïdes, doit être rattachée au genre *Diplazium* Sw. *in* Schrad., Journ. Bot. 2 : 61 (1801).

REMERCIEMENTS : Nous remercions vivement M^me^ A. LE THOMAS qui a traduit les diagnoses latines ainsi que J. JÉRÉMIE et R. D. HOOGLAND qui nous ont utilement conseillée pour la rédaction de cet article.

RÉFÉRENCES

HOLTTUM, R. E., 1963. — Cyatheaceae. *Flora Malesiana*, sér. 2, *Pteridophyta*, Vol. 1² : 65-176.

RAKOTONDRAINIBE, F., 1985. — Les Ptéridophytes d'une forêt naturelle d'altidude à Madagascar (réserve spéciale d'Ambohitantely) : étude floristique et répartition. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4^e^ sér., 7, sect. B, *Adansonia*, n° 4 : 415-427.

RAKOTONDRAINIBE, F., 1987. — Note concernant deux espèces d'Asplenium endémiques de Madagascar : A. gregoriae Baker et A. poolii Baker. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4^e^ sér., 9, sect. B, *Adansonia*, n° 4 : 441-444.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **10**, 1988,
section B, *Adansonia*, n° 4 : 377-393.

Biologie florale d'une Annonacée introduite en Côte d'Ivoire : *Cananga odorata* (Lam.) Hook. f. & Thoms.

T. Deroin

Résumé : L'étude de quelques aspects de la reproduction de *Cananga odorata* a montré que cette espèce asiatique fructifie régulièrement en Côte d'Ivoire, grâce à une association comportementale avec des coléoptères pollinisateurs potentiels : des *Nitidulidae* au début de la grande saison des pluies et des *Chrysomelidae* à la fin de celle-ci. Le modèle de pollinisation est décrit, confirmant la protogynie absolue de la fleur et mettant en évidence le rôle des pétales internes dans l'attraction des vecteurs et la présentation du pollen. Le déroulement précis des phases florales paraît être coordonné par la diffusion d'un stimulus à partir du gynécée. Une interprétation fonctionnelle de la vascularisation de la fleur est alors proposée, soulignant l'importance du système cortical. La croissance florale, la morphologie et le fonctionnement du plateau stigmatique, ainsi que la fructification, sont également pris en compte et brièvement discutés.

Summary : Some aspects of the reproductive biology of *Cananga odorata* have been studied. This species bears fruit in Ivory Coast owing to a behavioral association with potential pollinators, belonging to *Coleoptera Nitidulidae* at the beginning and to *Coleoptera Chrysomelidae* at the end of the main rainy season. The pollination pattern is described, confirming an absolute proterogyny and demonstrating the prominent role of the inner petals in vector-attraction and pollen-presentation. The precise development of floral phases seems to be coordinated by a stimulus emanating from the gynoecium. An interpretative sketch of the functional vascular anatomy is then proposed, which emphasizes the significance of the cortical system. Floral growth, structure and functioning of the stigmatic head, as well as fruit-set, are also considered and briefly discussed.

Thierry Deroin, Laboratoire de Phytomorphologie de l'EPHE et Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 Paris, France.

Le genre *Cananga* contient seulement 4 espèces distribuées dans l'Asie du Sud-Est et le Queensland (Fries, 1958). Parmi celles-ci *C. odorata* (Lam.) Hook. f. & Thoms. a été largement répandu dans l'ensemble des autres régions tropicales, afin d'extraire de ses fleurs une essence très estimée appelée « Ilang-Ilang ». Pourtant, en dépit de sa mise en culture, la pollinisation de cette espèce restait mal connue et les informations la concernant provenaient surtout des régions d'introduction, telles que l'Inde (Periasamy, 1954; Periasamy & Swamy, 1959) ou Madagascar (Cavaco & Keraudren, 1958) où elle ne fructifie pratiquement pas, alors que les fruits se développent toujours dans l'habitat naturel (Finet & Gagnepain, 1907). Ce fait pouvait facilement s'expliquer par l'absence d'un pollinisateur spécifique, étant donnée la structure clairement entomophile de la fleur (Periasamy, 1954).

Aussi a-t-il été particulièrement surprenant de constater que cette espèce fructifie abondamment et toute l'année à la Station Géophysique de Lamto, en Côte d'Ivoire, où elle a

été introduite depuis 25 ans environ. Ceci impliquait la présence constante d'un ou plusieurs agents de pollinisation efficaces, autorisant ainsi une reconstitution de la totalité du cycle floral. L'analyse d'une telle coadaptation immédiate et nécessairement fortuite s'est révélée tout aussi instructive que celle d'une association « naturelle » ou « plus étroite » (coévolution). En effet, l'observation des vecteurs occasionnels peut suffire à la mise en évidence des phases-clés de la pollinisation, en éclairant d'un autre jour le sens de la relation fleur-insecte.

MATÉRIEL ET MÉTHODOLOGIE

Les 3 individus étudiés, hauts de 5 à 8 m, sont situés dans la Station de Géophysique de Lamto (6°13′ Nord, 5°02′ Ouest), à 150 km au Nord d'Abidjan. Les observations ont été effectuées en mars 1986 et juillet 1985, c'est-à-dire au début et à la fin de la grande saison des pluies en Côte d'Ivoire. Les techniques standard ont été utilisées (GERLACH, 1984), les heures locales données pour le cycle floral correspondent aux heures solaires. Seules les inflorescences des rameaux inférieurs ont été prises en considération.

La simple description des phases de la pollinisation et du comportement des vecteurs est apparue rapidement insuffisante pour rendre compte des problèmes posés par la reproduction sexuée de cette espèce. C'est pourquoi des approches complémentaires ont été tentées, comme l'analyse de la répartition et de la dynamique des unités reproductrices, ainsi qu'une estimation de l'efficacité de la pollinisation et de la fécondation par l'étude de la fructification. En outre, des travaux expérimentaux, concernant les cultures de pollen, ont été effectués à la Station de Lamto. Ces approches ont permis de proposer une hypothèse sur l'anatomie fonctionnelle de la fleur. Des comparaisons avec 2 Annonacées indigènes (*Uvaria ovata* DC. et *Xylopia aethiopica* A. Richard) ont été établies.

RÉSULTATS

ARCHITECTURE DU CORPS AÉRIEN.

Les arbustes n'étant pas taillés systématiquement, comme c'est le cas en culture, leur port naturel peut être facilement étudié. Le modèle de *Cananga odorata* a déjà été décrit par HALLÉ & OLDEMAN (1970) sous le nom de « modèle de Roux » : il consiste en un axe monopodial orthotrope, portant des rameaux feuillés et fleuris plagiotropes, également monopodiaux. Ces derniers ont, d'après nos observations, une croissance limitée. En effet, lorsqu'ils atteignent une longueur de 2 à 3 m, ils sont défeuillés, chargés de fruits mûrs, et se détachent du tronc en laissant une cicatrice elliptique. Il arrive parfois que ces branches mortes tombent sur des rameaux inférieurs encore verts; cependant, les individus les plus âgés de la station ne présentaient plus de ramifications qu'à leur sommet. La dispersion de « rameaux fructifères » est donc un élément caractéristique de la reproduction, étroitement lié à l'architecture de l'arbuste.

CROISSANCE DES UNITÉS REPRODUCTRICES. — Fig. 1, 2.

— *La croissance de la fleur* peut être décrite par les variations de la longueur du pédicelle (x) et de la longueur du périanthe (y) au cours du temps (Fig. 1, *gauche*). Ces paramètres suivent des courbes, simulables par des équations logistiques. On peut remarquer que : 1) l'épanouissement du calice (Ca) et surtout de la corolle (Co) a lieu très tôt au cours de la croissance, découvrant ainsi les organes sexuels encore immatures un mois environ avant la pollinisation ; 2) l'accroissement de la corolle est un phénomène relativement tardif, coïncidant avec un ralentissement de l'allongement du pédicelle ; 3) la phase de pollinisation (Po) prend place au moment où la croissance des pétales ralentit. Il est important de noter que la construction des courbes (Fig. 1, *gauche*) a nécessité des données portant sur 3 fleurs, en raison de la durée du développement (plus de 60 jours). De même, si les modalités de la croissance ne changent pas au cours de l'année, la longueur finale de la corolle est nettement plus grande en fin de saison des pluies (80 à 100 mm) qu'en début de celle-ci (60 à 80 mm).

— *La croissance des fleurs dans l'inflorescence cymeuse* (Fig. 1, *droite*) est analysée en n'utilisant que le paramètre y, à grande amplitude de variations. Dans l'inflorescence prise en

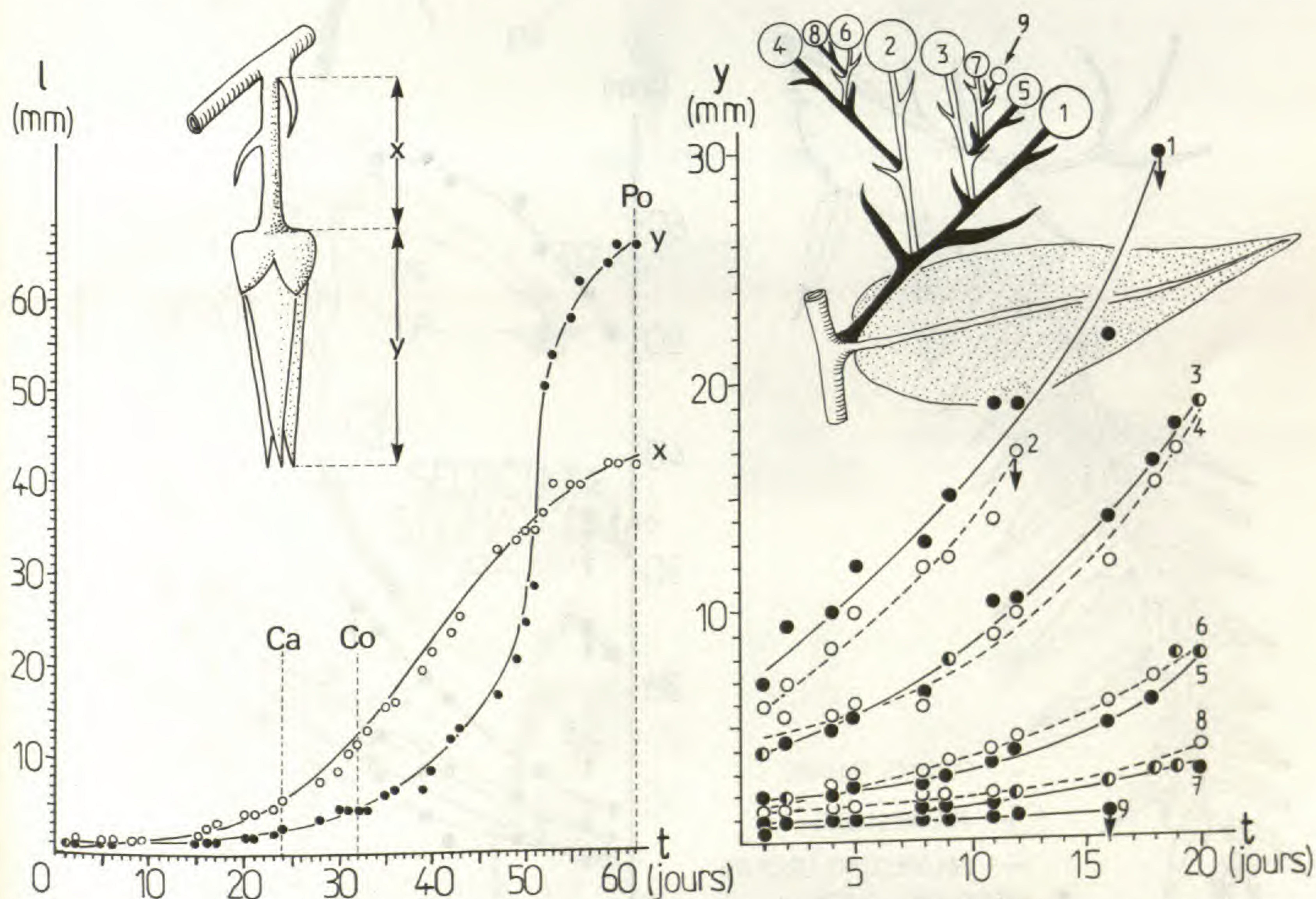


Fig. 1. — Courbes de croissance florale de *Cananga odorata* : **à gauche**, à l'échelle de la fleur (l : longueur ; x : longueur du pédicelle ; y : longueur de la corolle ; Ca : épanouissement du calice ; Co : épanouissement de la corolle ; Po : pollinisation) ; **à droite**, à l'échelle d'une inflorescence à 9 fleurs : seules les variations de y sont reportées. Les fleurs 1, 2 et 9 subissent une abscission au cours de la période d'observation.

exemple, les 9 fleurs peuvent être réparties en 5 groupes d'après leur taille. Il est clair que la croissance est parallèle à la morphologie, les fleurs d'ordre supérieur étant toujours moins développées. Un autre phénomène est mis en évidence, celui de l'abscission florale, concernant dans ce cas 3 fleurs (1, 2 et 9). Parmi les 6 à 12 fleurs d'une inflorescence, 3 au plus fructifient sur le terrain.

— *La croissance inflorescentielle dans le rameau plagiotrope* (Fig. 2) est observable en considérant le paramètre y pour la fleur la plus avancée de chaque inflorescence, qui est toujours axillaire. Le développement est parallèle à celui du rameau porteur, les altérations étant dues à des abcissions florales massives. Celles-ci prennent à ce niveau d'observation, l'allure de « vagues » (fleurs 6 à 10, 12) qui semblent corrélées avec les phénomènes ayant lieu en arrière (pollinisation et fructification) et en avant (accélération de la croissance des très jeunes fleurs).

En résumé, la croissance des unités reproductrices, fondamentalement conforme à leur ordre de développement, est considérablement modifiée au niveau individuel par un mécanisme de rejet très actif. Un pourcentage de fleurs de l'ordre de 10 % participe donc réellement à la pollinisation.

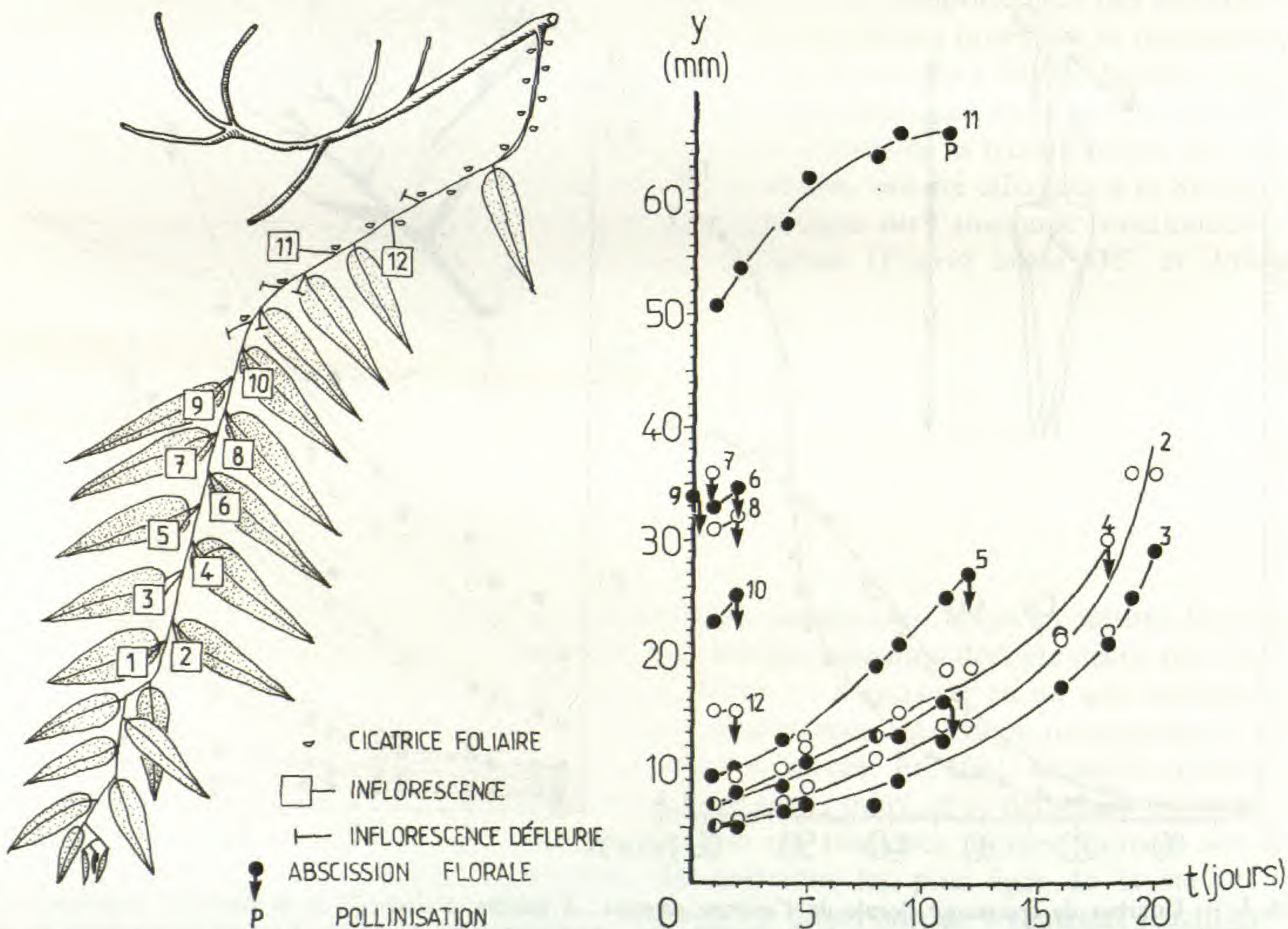


Fig. 2. — Courbes de croissance florale sur un rameau plagiotrope de *C. odorata*, représenté schématiquement à gauche. Seul le paramètre (y) est pris en compte, pour la fleur la plus avancée de chaque inflorescence.

PHASES DE LA POLLINISATION.

Le cycle floral. — Fig. 3-6.

La fleur est pendante. Elle possède un calice de 3 sépales verts réduits et réfléchis, et une corolle dialypétale verdâtre, formée de 6 pétales linéaires-lancéolés, semblables, arrangés sur deux cycles trimères (Fig. 3, *1*). Les organes sexuels sont pressés les uns contre les autres ; il y a

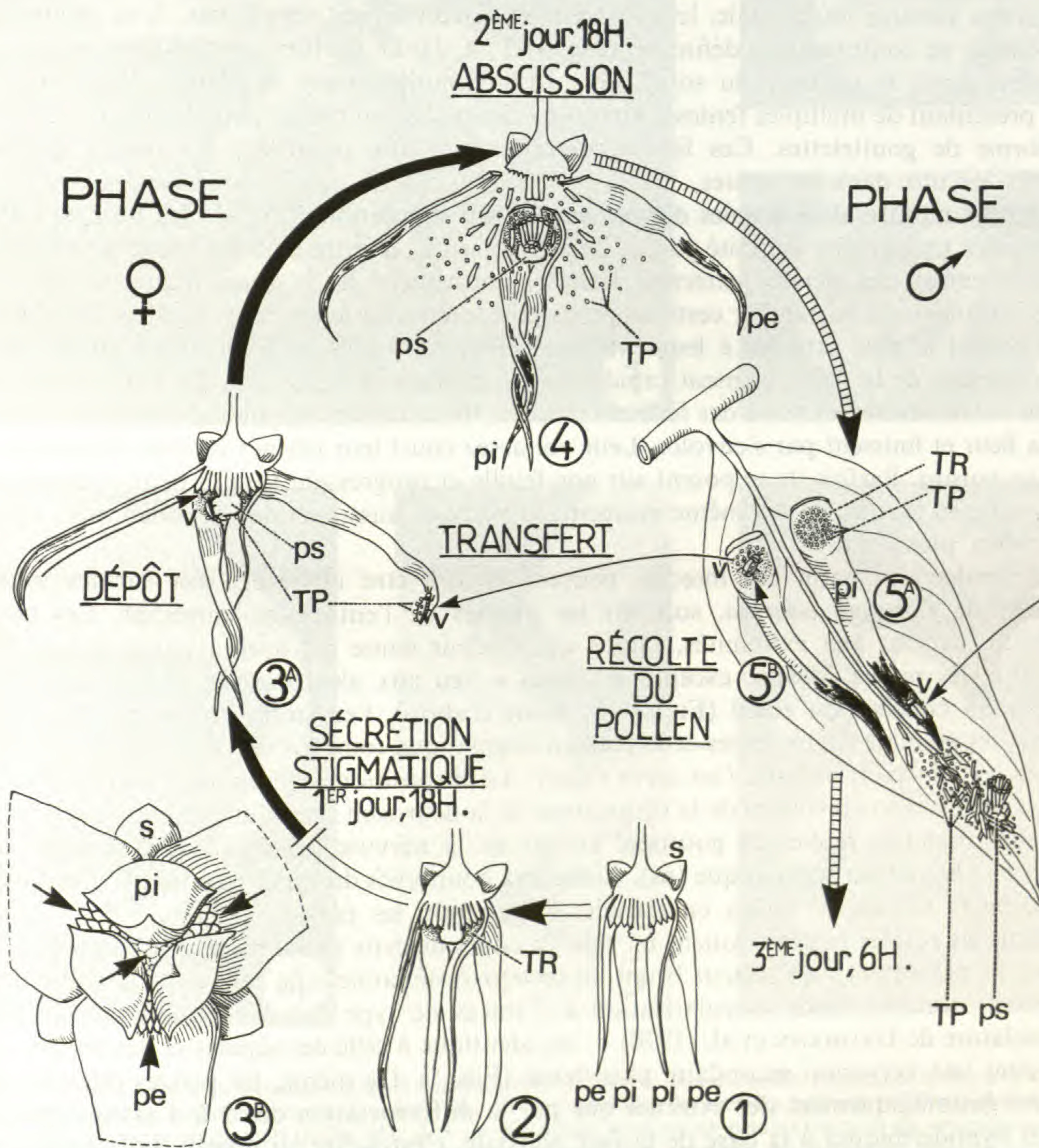


Fig. 3. — Cycle floral et phases de la pollinisation chez *C. odorata* : pe : pétale externe ; pi : pétale interne ; ps : plateau stigmatique ; s : sépale ; TP : tétrade pollinique ; TR : tache rouge ; v : vecteur de pollen.

environ 10 carpelles pour 150 étamines. Les stigmates confluent en un plateau stigmatique cohérent.

Trois jours avant le début de la phase réceptive femelle, la corolle prend une teinte jaune marquée. Le deuxième jour, les bases des pétales internes commencent à rougir et se rapprochent les unes des autres de façon à recouvrir les organes reproducteurs non protégés jusque-là (Fig. 3, *2*). La veille du début de la phase femelle, la fleur commence à émettre une odeur caractéristique (parfum d'Ilang-Ilang). Les taches basales des pétales internes sont d'un rouge vineux brillant, tandis que les pétales externes s'écartent de la verticale jusqu'à prendre une position presque horizontale, leurs extrémités se recourbant vers le bas. A ce moment, la fleur possède sa conformation définitive (Fig. 3, *3*; 4, *1*). Le parfum s'intensifie et atteint son paroxysme après le coucher du soleil, vers 18 h. Simultanément le plateau stigmatique se dilate, présentant de multiples fentes à l'intérieur desquelles un mucus peu abondant est sécrété sous forme de gouttelettes. Ces fentes correspondent aux interfaces des divers stigmates encastrés les uns dans les autres.

La fleur montre alors 4 voies d'accès au plateau stigmatique (Fig. 3, *3B*, flèches) : d'une part, l'orifice triangulaire délimité par les pétales internes; d'autre part les 3 fenêtres ménagées par l'écartement des pétales externes. Ceux-ci constituent les « pistes d'atterrissage » des insectes visiteurs, en particulier certains petits coléoptères de teinte rose à reflets métalliques, qui se posent le plus souvent à leur extrémité (Fig. 4, *4*) puis, probablement guidés par le parfum violent de la fleur, gagnent rapidement le gynécée (Fig. 3, *v*; 4, *5*). Leur petite taille autorise le franchissement aisé des fenêtres d'accès. Ils ne restent pas plus de quelques minutes dans la fleur et finissent par s'envoler. Leur vol assez court leur permet surtout d'atteindre les rameaux voisins. Parfois ils se posent sur une feuille et progressent vers la fleur « femelle » la plus proche en marchant. Au même moment, ils peuvent aussi récolter le pollen mûr, comme on le verra plus loin.

Le lendemain matin ces insectes peuvent encore être observés, soit sur les organes végétatifs de *Cananga odorata*, soit sur les plantes de l'entourage immédiat. Les pétales brunissent, surtout aux extrémités, tandis que l'odeur émise est toujours très intense. Une abscission des pièces florales, excepté le calice, a lieu aux alentours de 18 h, c'est-à-dire à nouveau au coucher du soleil (Fig. 3, *4*). Tout d'abord, l'ensemble formé par les pétales internes, les étamines déhiscentes et le plateau stigmatique tombe *d'une seule pièce*, les pétales externes se détachant ensuite, *l'un après l'autre*. La disposition axillaire des inflorescences est telle que les éléments résultant de la dislocation de la fleur sont recueillis préférentiellement sur les limbes foliaires, repliés en gouttière autour de la nervure principale. On retrouve ainsi (Fig. 3, *5*) : le plateau stigmatique (ps), soudé aux connectifs du cycle staminal le plus interne, des étamines flétries, le pollen en tétrades (TP), enfin les pétales.

Seuls les pétales internes jouent un rôle au cours de cette phase mâle. De l'extrémité vers la base, ils présentent : un secteur brun, un secteur resté jaune et la région de la tache rouge, légèrement concave. Leur vascularisation à 7 traces de type *flabellata-clausa* — d'après la nomenclature de DAUMANN et al. (1970) — est identique à celle des sépales et des pétales, avec cependant une nervation secondaire plus dense (Fig. 5). De même, les pétales internes ne se séparent histologiquement des externes que par la différenciation des 2 à 4 assises épidermiques et hypodermiques à la base de la face adaxiale, c'est-à-dire au niveau de la tache rouge (Fig. 6). Les cellules possèdent un contenu optiquement dense, colorable par la safranine sur du matériel fixé au F.A.A., et leurs parois tangentielles paraissent cutinisées. La tache rouge est

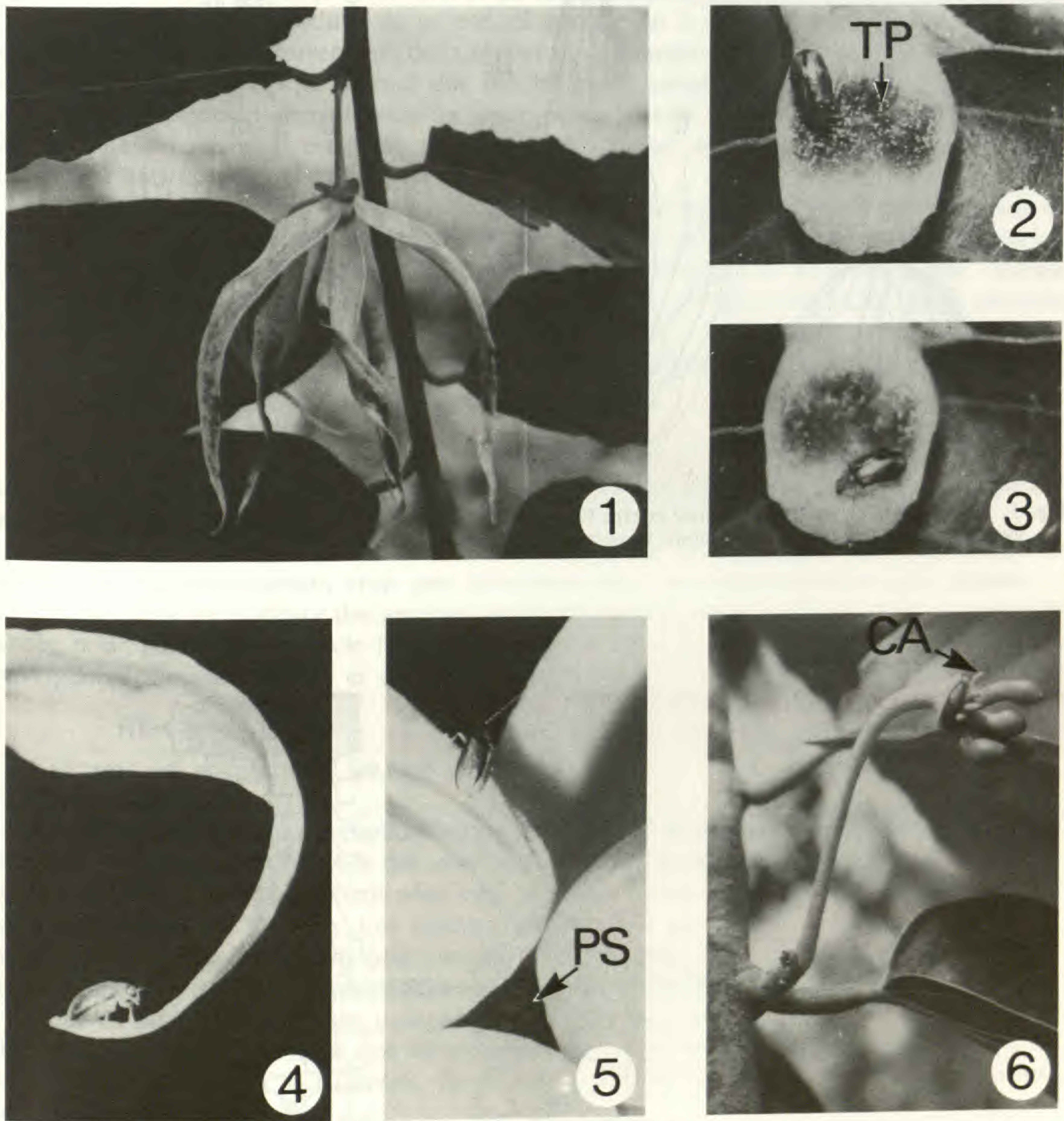


Fig. 4. — Détails de la pollinisation et de la fructification : **1**, fleur en phase femelle, remarquer la chute de toutes les autres fleurs de l'inflorescence ; **2**, **3**, collecte par un *Chrysomelidae* des tétrades polliniques TP adhérant à la tache rouge, lors de la phase mâle (juillet 85) : **4**, **5**, un *Nitidulidae* posé sur un pétale externe et au voisinage du plateau stigmatique PS, lors de la phase femelle (mars 86) ; **6**, jeune fruit montrant des méricarpes centraux en cours de maturation et une couronne de carpelles avortés CA.

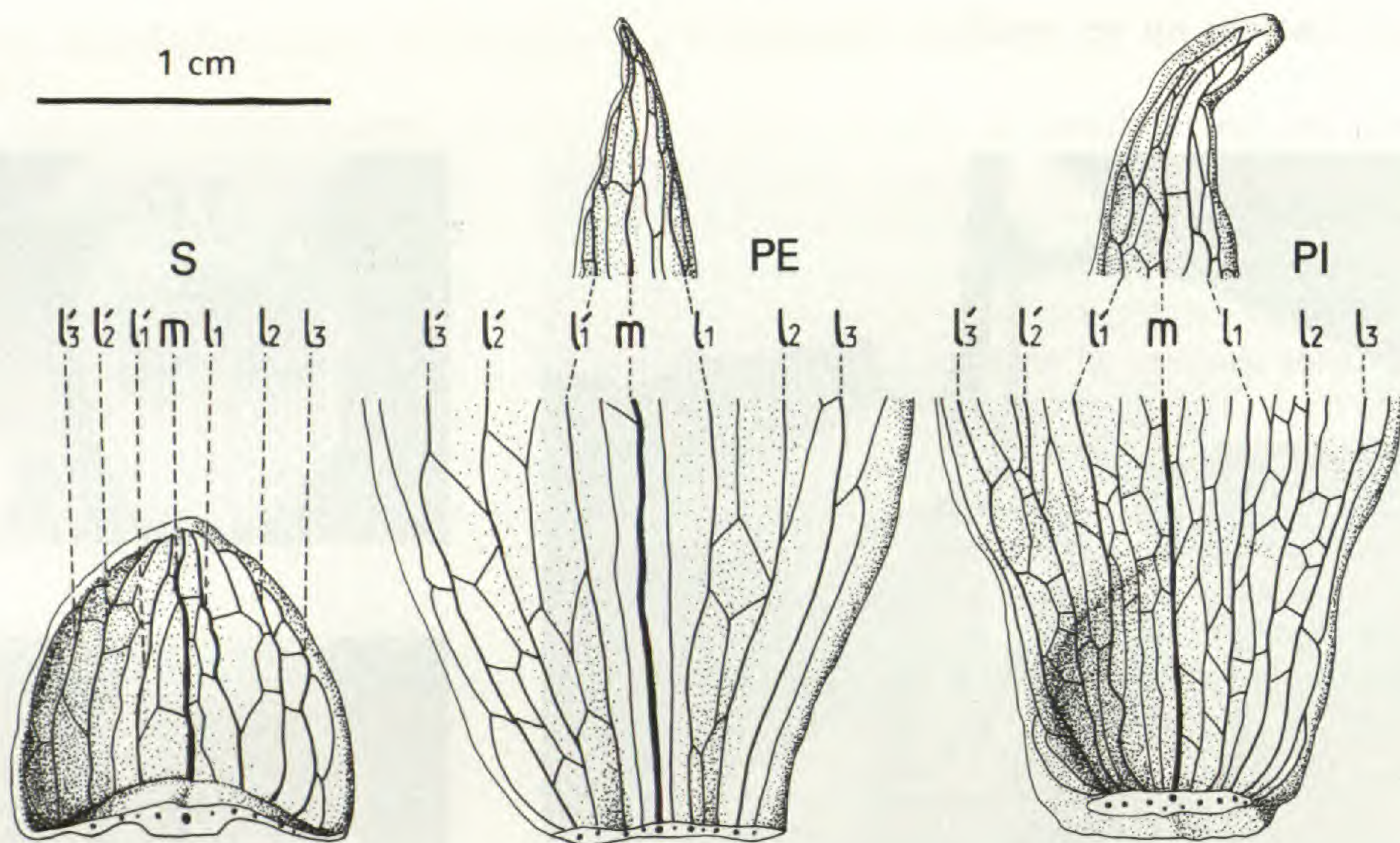


Fig. 5. — Nervation du sépale S, du pétale externe PE et du pétale interne PI de *C. odorata*. Seuls la base et l'apex sont figurés pour les pétales. L'architecture vasculaire fondamentale est constante.

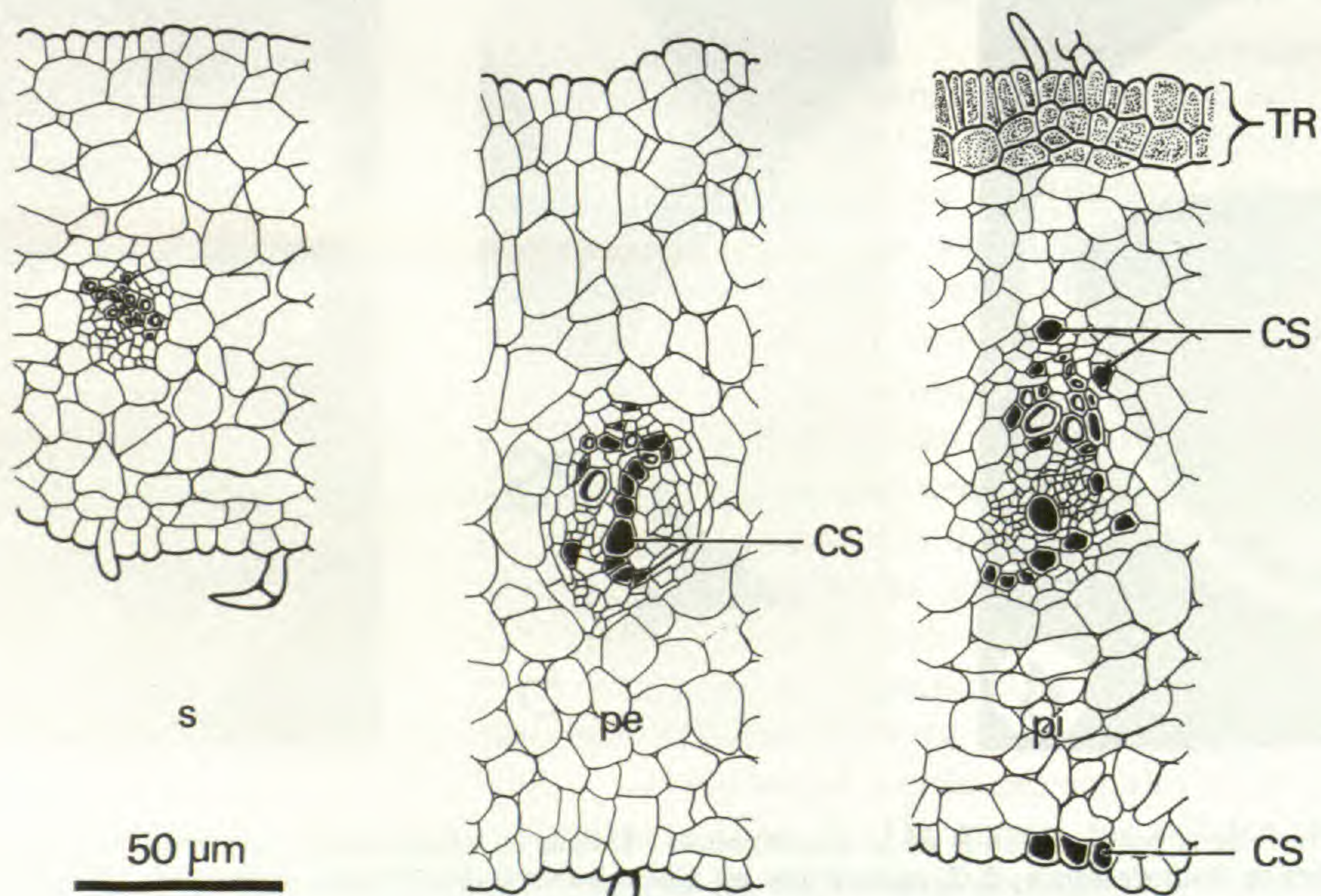


Fig. 6. — Anatomie comparée des pièces périanthaires de *C. odorata*. Les sections sont effectuées vers la base. (CS : cellules safraninophiles ; TR : zone de la tache rouge).

tapissée de tétrades polliniques qui semblent y adhérer en raison de leur revêtement de globules lipidiques. Le coléoptère déjà repéré dans la phase femelle (Fig. 3, *3A*, *v*) se pose sur la feuille, gagne l'extrémité du pétale (Fig. 3, *5A*), et de là remonte en ligne droite vers la tache rouge (Fig. 3, *5B*). Arrivé en bordure de celle-ci, il commence à collecter les tétrades pour s'en nourrir. De nombreux mouvements de la tête et des antennes sont exécutés, l'insecte pivotant parfois sur lui-même, ce qui permet une récolte quasi complète des tétrades (Fig. 4, *2*, *3*). Après 5 à 10 minutes il s'envole vers un autre pétale interne fonctionnellement mâle ou une fleur en phase femelle. Il est alors susceptible de réaliser la pollinisation par les tétrades adhérant à son corps.

Le rôle essentiel de ces coléoptères a été démontré en isolant six fleurs par un sachet de gaze avant leur maturité : aucune fructification n'a lieu. La pollinisation est donc bien assurée par ces coléoptères roses présents aux stades femelle et mâle de la fleur. Enfin, aucune différence n'a été constatée dans les modalités de la pollinisation pour les 2 périodes d'observation.

L'appartenance systématique des pollinisateurs.

En juillet 1985, les insectes récoltés appartiennent à deux genres, rapportés à deux sous-familles de *Chrysomelidae* : *Gabonia sp.* (*Alticinae*) ; *Monolepta* aff. *tenuicornis* Jaoly (*Galerucinae*).

En mars 1986, les pollinisateurs sont membres d'une autre famille : les *Nitidulidae*. Le matériel est malheureusement trop peu abondant pour une détermination plus précise.

On met donc en évidence des groupes systématiques de vecteurs se succédant au cours de l'année pour participer au cycle floral. Ces pollinisateurs si divers présentent d'étonnantes convergences morphologiques et comportementales.

Culture de pollen sur milieux artificiels.

Les tétrades polliniques, recueillies au moment de leur dispersion, sont mises à germer sur des carrés de cellophane couvrant des solutions aqueuses de saccharose, à des concentrations allant de 0 % à 30 %. Une seconde série expérimentale utilise les mêmes milieux auxquels on ajoute 0,05 % d'acide borique. Les cultures se déroulent pendant 1 h à 25°, sont fixées et colorées *in toto* par du carmin propionique, puis montées dans du sirop d'Apathy. Pour chaque milieu les taux de germination du pollen sont établis sur 150 grains.

Chez *C. odorata* aucun tube pollinique n'est émis dans les milieux sucrés simples, alors qu'un optimum est obtenu pour une solution boratée à environ 7 % de saccharose (Fig. 7). La germination a lieu par la face latérale des grains en tétrades ou la face proximale des grains dissociés.

Un comportement différent est révélé par l'espèce *Uvaria ovata* : l'adjonction de bore influe peu sur le taux de germination, surtout pour des concentrations élevées de saccharose (Fig. 7). Le pollen de *C. odorata* paraît donc plus « exigeant » du point de vue nutritif.

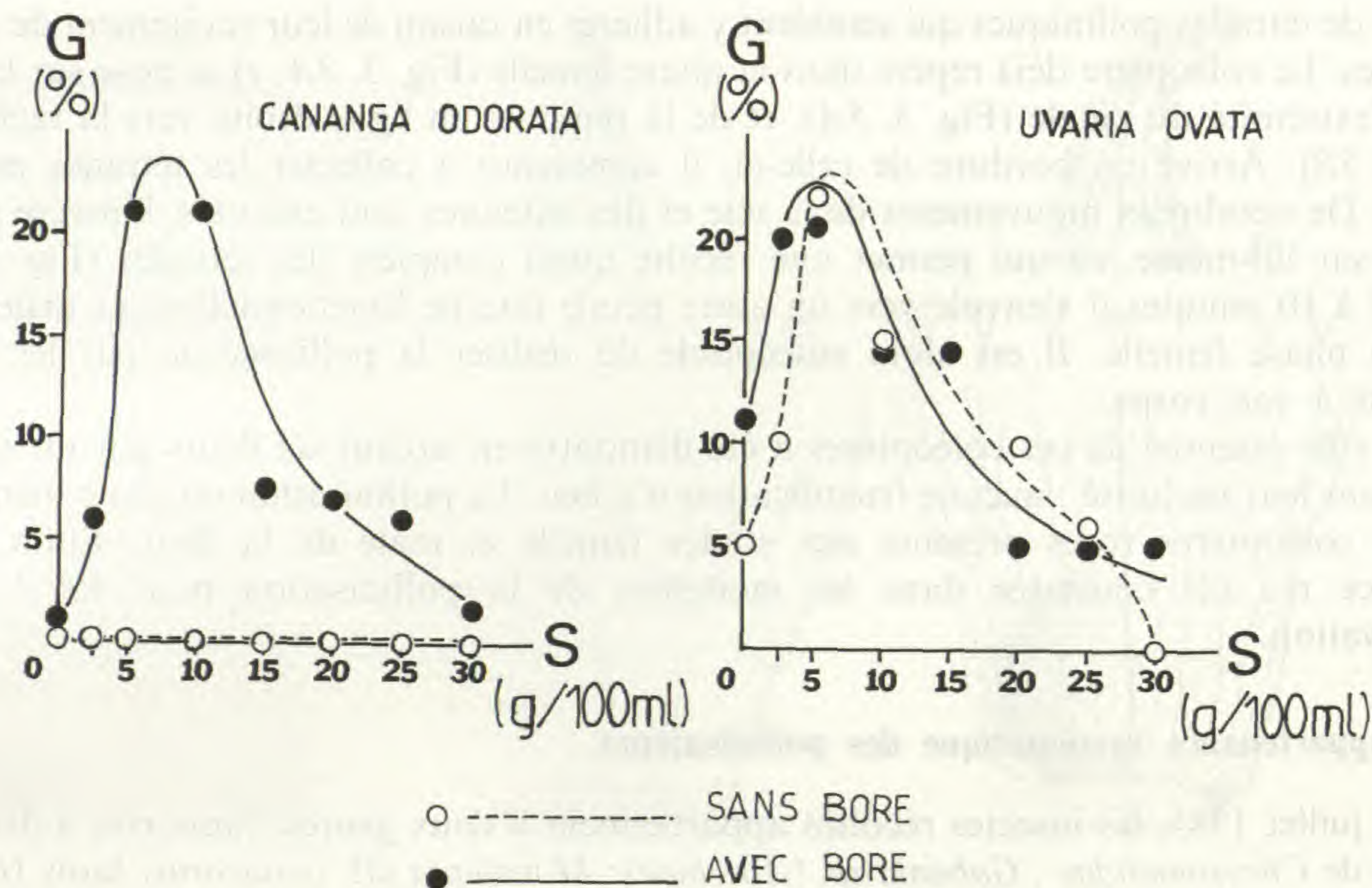


Fig. 7. — Taux de germination du pollen G sur milieux artificiels. (S : concentration en saccharose, le bore est fourni par 0,05 % d'acide borique).

Modalités de la fructification.

Comme toutes les autres phases reproductrices, la fructification peut être envisagée sous divers aspects. Du point de vue floral, les carpelles s'écartent beaucoup les uns des autres au cours de leur développement, se transformant ainsi en méricarpes. Il est intéressant de noter que les carpelles périphériques avortent fréquemment (Fig. 4, *6, CA*). Ce fait peut partiellement s'expliquer par la structure du plateau stigmatique (Fig. 8), dans lequel les zones stylaires des 2 carpelles centraux fusionnent en un *compitum* véritable selon la définition de Carr & Carr (1961). D'autre part, l'abscission des fruits aux divers stades n'a pas été observée.

Le nombre de graines par méricarpe mûr (Fig. 6) oscille entre 1 et 12 (mode : 4), pour environ 12 ovules. On peut remarquer au passage que les individus croissant en Indochine présentent 18 ovules par carpelle (Finet & Gagnepain, 1907).

Une comparaison avec *Xylopia aethiopica* (Fig. 9) montre que les méricarpes de cette espèce renferment 3 à 8 graines (mode : 6) pour 8 ovules. Ces données peuvent être rapprochées des aptitudes différentes à la reproduction végétative des 2 espèces : *C. odorata* drageonne très abondamment, chaque arbuste s'entourant d'un « buisson » d'individus-fils, tandis que *X. aethiopica* ne régénère pas facilement lorsqu'il est coupé.

On notera enfin que les graines de *C. odorata* sont fréquemment parasitées par des bruches (*Curculionidae*), mais une estimation précise n'a pas été effectuée.

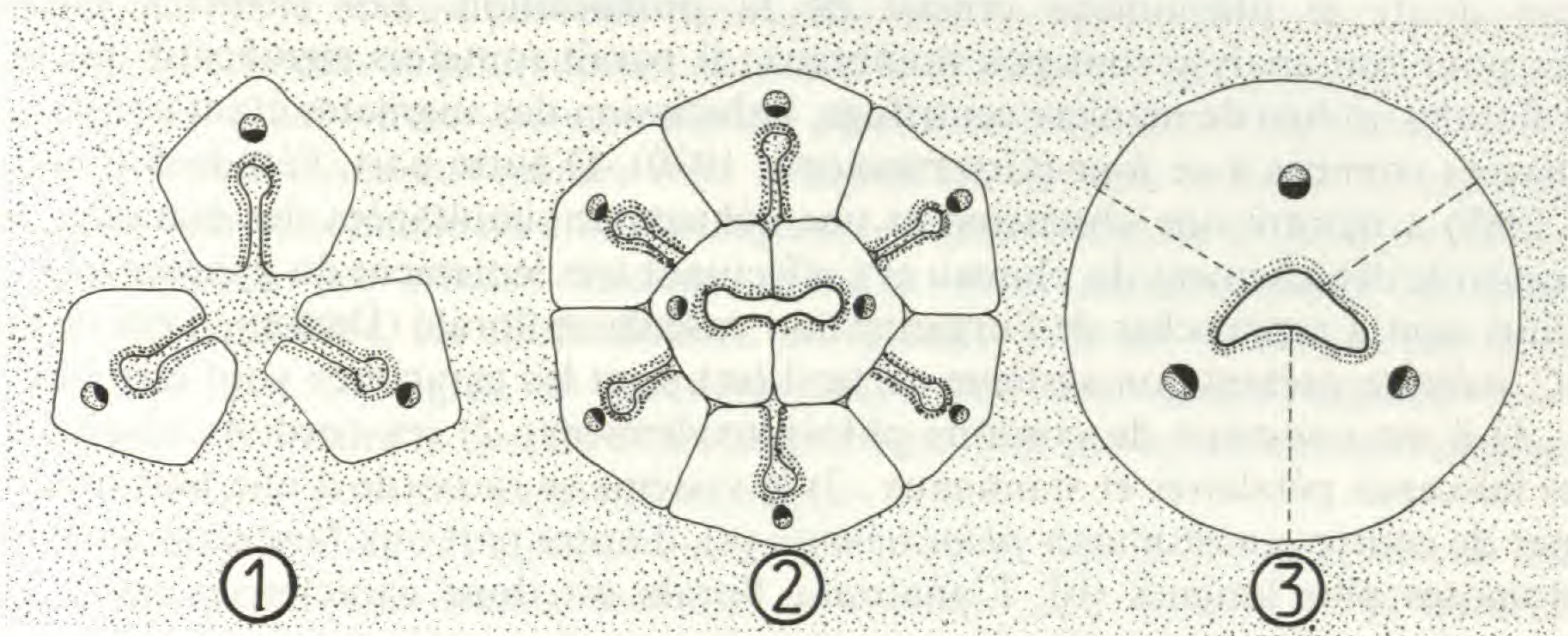


Fig. 8. — Morphologie comparée du plateau stigmatique : 1, plateau lâche (*Meiocarpidium*) ; 2, plateau confluent à *compitum* partiel central (*Cananga odorata*), comparer avec Fig. 4, *6* ; 3, plateau à *compitum* du gynécée syncarpe d'*Isolona*.

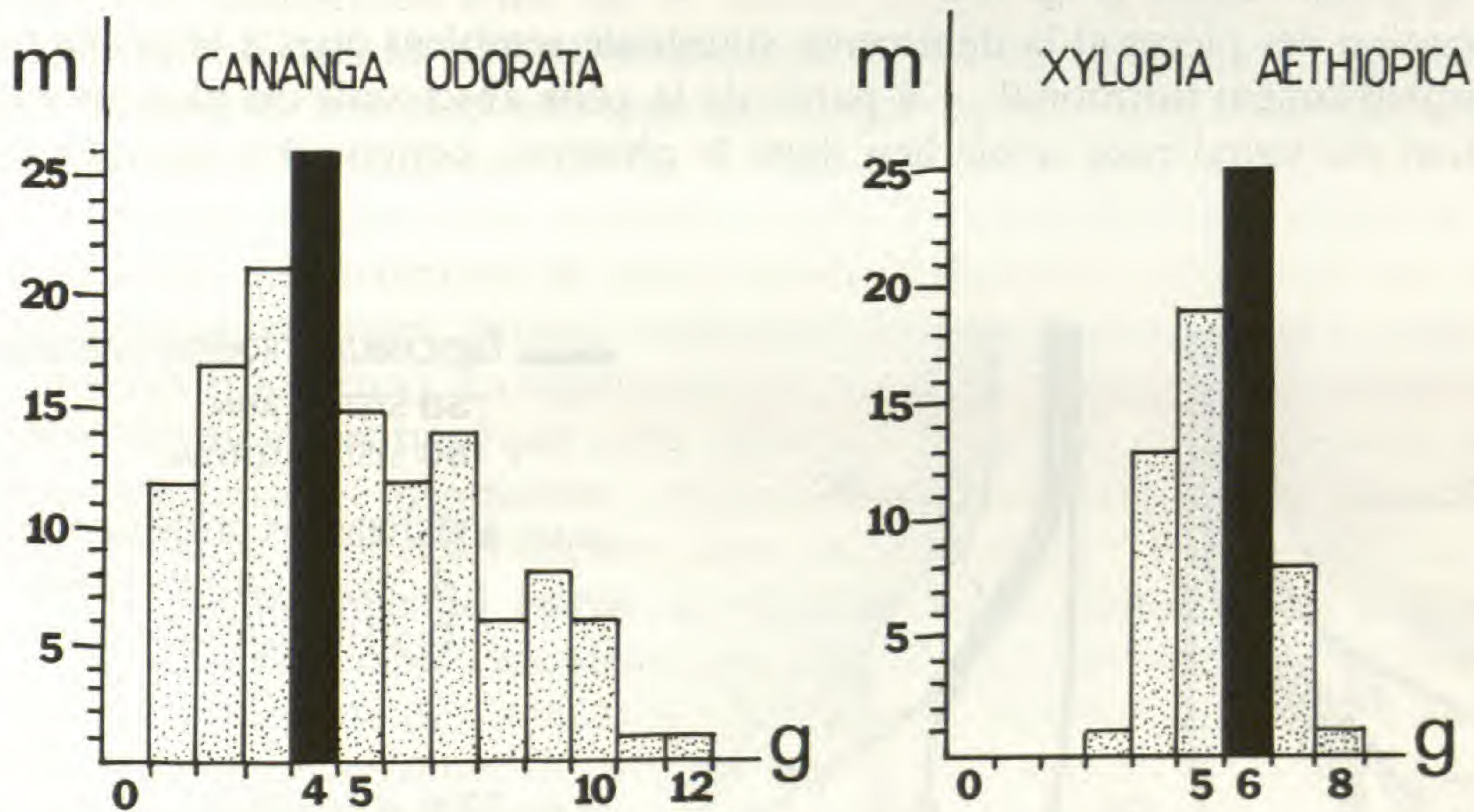


Fig. 9. — Histogrammes de répartition du nombre de graines g chez *Cananga odorata* (sur 139 méricarpes m) et *Xylopia aethiopica* (sur 67 méricarpes). Le mode est en noir.

INTERPRÉTATION

L'ensemble des résultats obtenus peut être considéré comme illustrant quelques-uns des mécanismes régulateurs de la reproduction dans cette espèce.

Les phases florales sont caractérisées par des conformations pétalaires précises auxquelles correspondent des états fonctionnels définis des organes reproducteurs. L'abscission brutale du plateau stigmatique, des étamines et de la corolle — impliquant une protogynie absolue — est

sans aucun doute le phénomène crucial de la pollinisation. Les éléments biologiques disponibles pour son analyse sont peu nombreux ; il paraît toutefois significatif que la chute des pièces florales ait lieu de manière centrifuge, l'abscission des stigmates étant constante dans les Annonacées connues à ce jour (GOTTSBERGER, 1970). D'autre part, l'étude d'*Uvaria ovata* (DEROIN, 1988) a montré une abscission et une déhiscence simultanées des étamines, suivant *immédiatement* le détachement du plateau et s'effectuant très lentement du gynécée à la corolle.

Ces faits sont à rapprocher de l'organisation vasculaire florale (DEROIN, 1988 et Fig. 10). En effet *C. odorata* présente un système cortical (sc) dont les caractères vont être brièvement rappelés : 1) il est constitué de cordons phloémoxylémiens ; 2) ces cordons résultent d'une fusion des faisceaux pétalaires et staminaux ; 3) le système se raccorde d'une part à la base du gynécée par de courtes anastomoses *phloémiennes* (a), d'autre part aux faisceaux sépalaires par des anastomoses plus longues (b). L'anatomie florale est donc caractérisée par :

— une vascularisation périphérique dans laquelle le calice est irrigué de façon indépendante, tandis que le système cortical (sc) alimente seulement des pièces florales *caduques* ;
— un système axial (sa) entièrement destiné au gynécée et à la fructification.

Toutes ces observations suggèrent une hypothèse sur l'anatomie fonctionnelle de la fleur au cours de la pollinisation (Fig. 10).

La dissociation des pièces et la déhiscence staminale semblent dues à la propagation d'un stimulus — probablement hormonal — à partir de la zone abscissiale du plateau stigmatique. La translocation du signal peut avoir lieu dans le phloème, comme il a souvent été montré

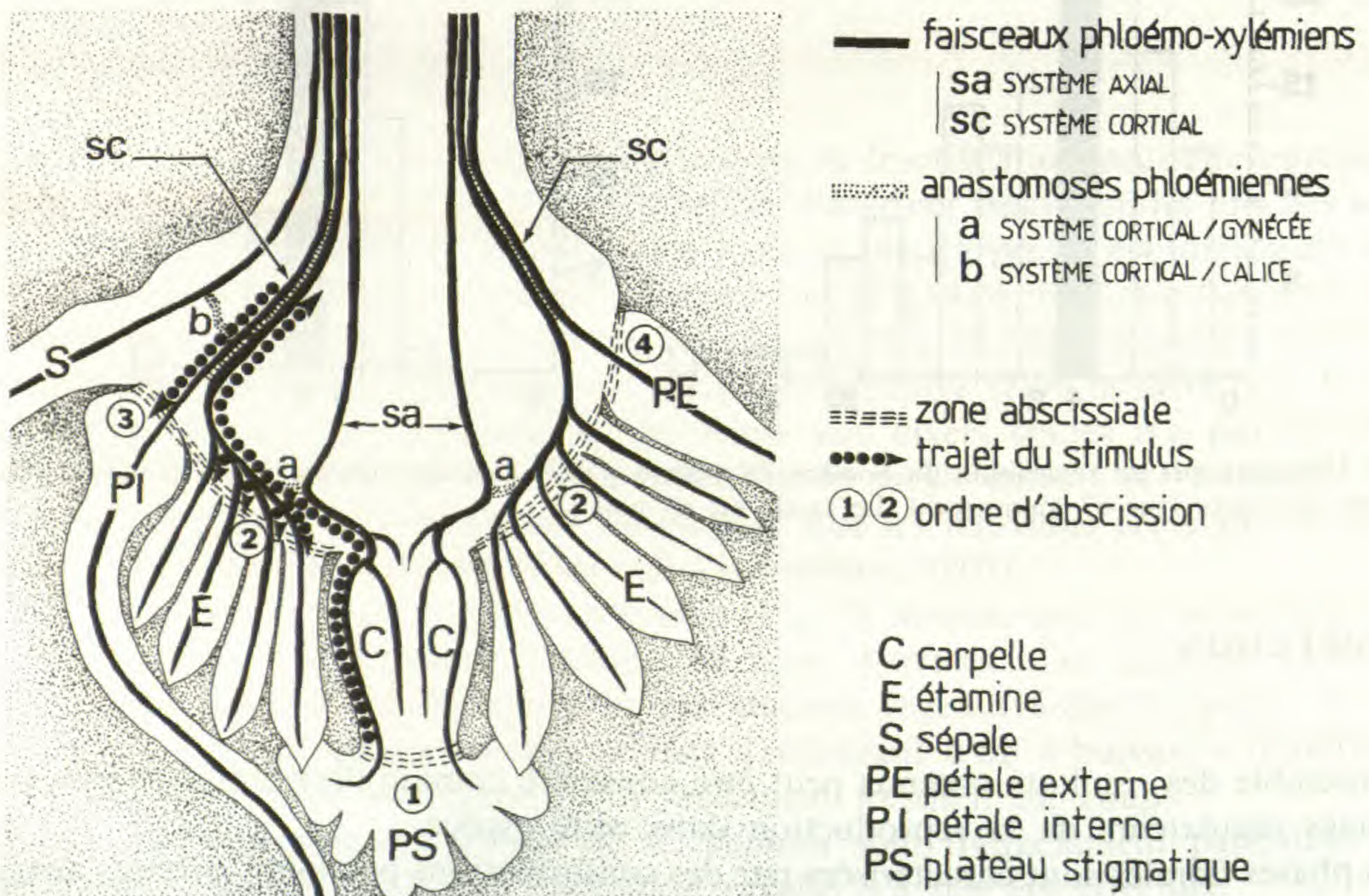


Fig. 10. — Schéma interprétatif de l'anatomie fonctionnelle de la fleur de *Cananga odorata*.

(Bernier et al., 1981), et ainsi parvenir très rapidement aux étamines *via* les anastomoses « a ». La diffusion du stimulus se poursuivrait alors par le système cortical. Les pièces déjà détachées ne tombent pas, *étant encore retenues pas les pétales internes* (PI). Ceux-ci ne se séparent du réceptacle qu'après avoir eux-mêmes reçu le signal du système cortical, ce qui suppose une translocation bidirectionnelle du stimulus, également possible pour le phloème (Bernier et al., 1981). L'abscission des pétales internes entraîne alors nécessairement les autres pièces reproductrices détachées. La chute différée des pétales externes s'explique par le trajet plus long emprunté par le signal et peut-être aussi par son affaiblissement. La présence d'anastomoses « b » entre la corolle et le calice n'intervient pas ici, du fait de l'absence de zone abscissiale sépalaire pouvant recevoir ce signal.

La conséquence d'un tel comportement floral est le rôle primordial dévolu aux sépales internes. Ceux-ci ont une double fonction d'attraction des vecteurs et de présentation du pollen, la tache rouge basale — dont la structure reste à préciser — formant un signal de ralliement. Ce dispositif est tout à fait spécial à *C. odorata*, les Annonacées connues exposant leur pollen sur les étamines, *encore retenues au réceptacle* (Endress, 1985). L'adaptation du pétale interne est surtout sensible aux niveaux histologique et probablement cytologique.

Le schéma interprétatif proposé a en outre l'intérêt de souligner l'aspect coordonnateur de la vascularisation. Celle-ci, en effet, est la voie de transport privilégiée des nutriments et des hormones ; elle relie toutes les parties de la plante et conduit ainsi à une approche unitaire du problème de la reproduction. Les inflorescences ne peuvent être physiologiquement — et même morphologiquement (Schroeder, 1987) — séparées du corps végétatif, de même que la reproduction sexuée ne peut être considérée sans la multiplication végétative. Il est donc intéressant de noter l'intervention de phénomènes d'abscission analogues aux niveaux floral (plateau stigmatique, étamines, pétales), inflorescentiel (chute de boutons floraux) et individuel (chute de rameaux fructifères). La régulation très locale des phases de la pollinisation pourrait fort bien être de même nature que celle affectant les degrés d'organisation plus élevés.

D'autres mécanismes régulateurs existent. La morphologie du plateau stigmatique (Fig. 8), intermédiaire entre celles décrites chez *Meiocarpidium* (Deroin, 1987) et chez *Isolona* (Deroin, 1985) conditionne en partie la réussite de la pollinisation. L'édification d'un *compitum* « partiel » ne semble cependant pas très efficace, bien qu'il constitue un essai pour échapper aux inconvénients de l'apocarpie (Endress, 1982). Par ailleurs Periasamy (1954) a mis en évidence la dégénérescence de certains sacs embryonnaires avant la fécondation : cette régulation pourrait aussi avoir une origine hormonale. On peut ici remarquer que dans l'espèce *Cananga latifolia* (Hook. f. & Thoms.) Finet & Gagn. les carpelles contiennent 4 ovules, nombre correspondant au mode du nombre de graines chez *C. odorata*. Au cours de l'évolution du genre *Cananga* ce mécanisme de réduction semble s'être exprimé de plus en plus tôt, jusqu'à s'inscrire dans le génome.

DISCUSSION ET CONCLUSIONS

Les observations réalisées chez *C. odorata* s'intègrent bien à ce qui est actuellement connu sur la biologie florale des Annonacées (Gottsberger, 1970, 1988 ; Morawetz, 1984 ; Webber, 1981, 1982 ; Deroin, 1988). L'intervention des *Chrysomelidae* et *Nitidulidae* a déjà été

remarquée pour cette famille, de même que la non-spécificité relative des pollinisateurs. Des associations plus étroites ont cependant été mises en évidence récemment : *Cymbopetalum torulosum* G. E. Schatz — *Cyclocephala sp.* (*Scarabaeidae Dynastinae*) (SCHATZ, 1985) et *Annona senegalensis* Pers. — *Endaeus sp.* (*Curculionidae*) (DEROIN, 1988).

La présence de *C. odorata* en Côte d'Ivoire a permis à certains insectes indigènes de devenir des pollinisateurs efficaces, en raison de leur comportement qui s'est trouvé *complémentaire* de celui de la fleur. L'intérêt de ce type d'association a été souligné en relation avec l'aire de répartition de l'espèce et la compétition des vecteurs entre eux (BAKER, 1985; BAKER & HURD, 1968). On doit surtout retenir ici l'idée d'une certaine souplesse d'adaptation qui reflète assez bien le dynamisme actuel de la famille, à l'intérieur des Magnoliales (LE THOMAS, 1988).

La cantharophilie de la fleur résulte très probablement de l'évolution d'un parasitisme s'exerçant sur le pollen et/ou les ovules (CREPET, 1979). Pendant toute la phase femelle, et même dès l'épanouissement de la corolle, les étamines closes sont ainsi protégées par un connectif sclérifié (PERIASAMY & SWAMY, 1959; ENDRESS, 1975; DEROIN, 1988). La chute des pièces florales coïncide avec la dispersion des tétrades polliniques, mais elle a aussi l'avantage d'éloigner les insectes des ovules. Le signal (substance volatile?) émis par la tache rouge du pétale interne renforce encore ce dispositif en sélectionnant les insectes strictement pollinophages. La tache rouge est vraisemblablement homologue des nectaires pétalaires reconnus dans le genre *Orophea* Blume (KESSLER, 1988). Ces nectaires associés au périanthe (*nectaria caduca*) semblent de règle chez les Magnoliales (DAUMANN, 1931; SMETS, 1986).

Un tel type d'association aurait été à l'origine de l'expansion des Angiospermes (CREPET, 1984). Il faut toutefois préciser que les Coléoptères ne seraient pas nécessairement les pollinisateurs les plus anciens (DIELS, 1916) : CREPET & FRIIS (1987), en particulier, ont indiqué que certains Diptères, Lépidoptères et Hyménoptères du début du Crétacé auraient pu aussi être de bons vecteurs de pollen. Les mêmes auteurs concluent à une spécialisation cantharophile des Magnoliales bien apparente à partir du Cénomanien (FRIIS & CREPET, 1987).

La musciphilie reste pourtant assez répandue dans cet ordre (ENDRESS, 1980; THIEN, 1980; THIEN et al., 1983), où elle peut parfois se combiner à la cantharophilie (nombreuses Wintéracées, GOTTSBERGER, 1977). Cependant, parmi les Annonacées, seul le genre *Asimina* semble strictement musciphile (KRAL, 1960; WILLSON & SCHEMSKE, 1980).

Chez *C. odorata* l'adaptation comportementale est traduite par l'organisation vasculaire : celle-ci a donc *dans ce cas* une signification physiologique précise liée à un degré d'évolution anatomique. Une telle relation est rarement déduite des travaux classiques (CARLQUIST, 1969). Le système cortical pétalo-staminal, de caractère incontestablement dérivé (DEROIN, 1987, 1988), correspond à un couplage fonctionnel de la corolle et de l'androcée. L'absence d'un tel système comme chez *Magnolia* et *Uvaria* conduit à l'accrescence du périanthe, c'est-à-dire à sa participation moindre à la pollinisation (THIEN, 1974; DEROIN, 1988).

L'ensemble des caractères morphologiques et biologiques concourent à assurer un cycle floral très précis, comme chez les Magnoliales les plus primitives dans lesquelles les fonctions d'attraction des vecteurs et de présentation du pollen sont exécutées par l'androcée (CARLQUIST, 1982, 1983; THIEN et al., 1983; ENDRESS, 1980, 1984, 1986, 1987).

Il est en revanche difficile d'estimer l'efficacité de la reproduction, car il faudrait analyser tous les phénomènes régulateurs intervenant non seulement à l'échelle de l'individu, mais aussi à celle de la population (BAWA & BEACH, 1981). L'exemple de *C. odorata* met toutefois en

évidence le rôle probable des tissus conducteurs, transmettant des signaux entre inflorescences, ce qui explique les différences de développement et l'éventuelle abscission des jeunes fleurs. Celles-ci seraient indispensables pour préserver l'équilibre hormonal de la plante (BAWA & BEACH, 1981), mais aussi contribueraient à une fructification plus abondante en cas d'augmentation des ressources nutritives (STEPHENSON, 1980). L'abscission, loin d'apparaître comme un gaspillage de matériel, serait donc un processus adaptatif.

Les relations entre unités reproductrice peuvent être assez facilement estimées en raison de l'accroissement spectaculaire des fleurs. Malheureusement la quantification de la croissance florale ne semble avoir été réalisée que chez *Monodora myristica* (LAMOUREUX, 1975) et quelques espèces indigènes ou cultivées en Afrique (DEROIN, 1988). Elle suggère néanmoins l'existence probable de plusieurs modèles de croissance, aux caractéristiques encore difficiles à cerner. Le modèle continu de croissance de *C. odorata* — dont la phase active dure environ 60 jours — diverge en tout cas totalement du modèle saisonnier, illustré par *Uvaria ovata*, dont la fleur suit un cycle de 8 mois (DEROIN, 1988).

La structure et le fonctionnement du plateau stigmatique sont également susceptibles de modifier sensiblement le résultat de la pollinisation. Un *compitum* partiel, du même type que celui de *C. odorata*, a été récemment décrit chez *Eupomatia*, mais associé à un *gynécée syncarpe* (ENDRESS, 1984), ce qui peut expliquer l'absence d'impact sur la fructification. En outre, l'activité sécrétrice stigmatique serait certainement importante à analyser chez les Annonacées. Le pollen de *C. odorata* peut germer expérimentalement en présence de bore, et non sur des milieux sucrés simples (comme déjà montré par PERIASAMY & SWAMY en 1959), contrairement au pollen de *Uvaria ovata* ou de *Monodora myristica* (LAMOUREUX, 1974). Ces exigences nutritives particulières doivent correspondre à des différences dans la structure des tissus sécréteurs, leur physiologie et la composition du liquide sécrété.

En conclusion, *C. odorata* présente une biologie florale relativement sophistiquée, associée à des caractères anatomiques et palynologiques moyennement évolués (LE THOMAS, 1983; DEROIN, 1988). Cette espèce constitue un excellent modèle pour l'étude de la reproduction des Annonacées, celle-ci devant considérer simultanément les divers niveaux morphologiques, leur fonctionnement et leurs interactions (WYATT, 1982; WATKINSON, 1988).

REMERCIEMENTS : Cette étude a été effectuée grâce au soutien de programme « Actions Biologiques » accordé au Laboratoire de Phytomorphologie de l'Ecole Pratique des Hautes Etudes (E.P.H.E.) par la Direction de la Recherche du Ministère de l'Education Nationale (M.E.N.). Je remercie M. le Recteur de l'Université d'Abidjan de m'avoir autorisé à travailler à la Station d'Ecologie Tropicale de Lamto, et particulièrement R. VUATTOUX, Directeur de cette station, pour son accueil et les facilités de recherche. Je remercie vivement Mlle N. BERTI du Laboratoire d'Entomologie du Muséum pour la détermination des Coléoptères, Mmes J. L. TOURNIER et J. L. TIREFORD pour leur aide à la Station de Géophysique, ainsi que Mme A. LE THOMAS avec laquelle j'ai eu de fructueux échanges de vues.

BIBLIOGRAPHIE

BAKER, H. G., 1985. — Trends in pollination biology. *Aliso* 11 : 213-229.

BAKER, H. G. & HURD, P. D., 1968. — Intrafloral ecology. *Annual Rev. Entomol.* 13 : 385-414.

BAWA, K. S. & BEACH, J. H., — 1981. — Evolution of sexual systems in flowering plants. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 68 : 254-274.

BERNIER, G, KINET, J. M. & SACHS, R. M., 1981. — *The Physiology of Flowering*. 2 vol., Boca Raton Fla, CRC Press, 380 p.

CARLQUIST, S., 1969. — Toward acceptable interpretations of floral anatomy. *Phytomorphology* 19 : 332-362.

CARLQUIST, S., 1982. — Exospermum stipitatum (Winteraceae) : observations on wood, leaves, flowers, pollen, and fruit. *Aliso* 10 : 277-289.

CARLQUIST, S., 1983. — Wood anatomy of Belliolum (Winteraceae) and a note on flowering. *J. Arnold Arb*. 64 : 161-169.

CARR, S. G. & CARR, D. J., 1961. — The functional significance of syncarpy. *Phytomophologgy* 11 : 249-256.

CAVACO, A. & KERAUDREN, M., 1958. — Annonacées. *In* : *Flore de Madagascar et des Comores*, 109 p.

CREPET, W. L., 1979. — Insect pollination : a paleontological perspective. *Bioscience* 29 : 102-108.

CREPET, W. L., 1984. — Advanced (constant) insect pollination mechanisms : pattern of evolution and implications vis-à-vis angiosperm diversity. *Ann. Missouri Bot. Gard*. 71 : 607-630.

CREPET, W. L. & FRIIS, E. M., 1987. — The evolution of insect pollination in angiosperms. *In* : *The origins of angiosperms and their biological consequences*. Ed. E. M. FRIIS, W. G. CHALONER & P. R. CRANE, Cambridge University Press : 181-201.

DAUMANN, E., 1931. — Das Blütennektarium von Magnolia und die Futterkörper in der Blüte von Calycanthus. *Planta* 11 : 108-116.

DAUMANN, E., CHRTEK, J., JIRASEK, V. & SLAVIKOVA, Z., 1970. — Navrh terminologie pro usporadani cevnich svazku v korunnich listcich dvoudeloznych (résumé allemand : Terminologie der Leibtündelanordnung in den Kronblättern der Dicotyledonen). *Preslia* 42 : 304-316.

DEROIN, Th., 1985. — Contribution à la morphologie comparée du gynécée des Annonaceae-Monodoroideae. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4ᵉ sér., 7, sect. B, *Adansonia*, n° 1 : 167-176.

DEROIN, Th., 1987. — Anatomie florale de Meiocarpidium Engler & Diels (Annonaceae-Unoneae). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris.*, 4ᵉ sér., 9, sect. B, *Adansonia*, n° 1 : 81-93.

DEROIN, Th., 1988. — *Aspects anatomiques et biologiques de la fleur des Annonacées*. Thèse (nouvelle formule). Paris XI, Orsay, n° 590, 263 p.

DIELS, L., 1916. — Käferblumen bei den Ranales und ihre Bedeutung für die Phylogenie der Angiospermen. *Ber. Deutsch. Bot. Ges*. 34 : 758-774.

ENDRESS, P. K., 1975. — Nachbarliche Formbeziehungen mit Hüllfunktion im Infloreszenz-und Blütenbereich. *Bot. Jahrb. Syst*. 96 : 1-44.

ENDRESS, P. K., 1980. — The reproductive structures and systematic position of the Austrobaileyaceae. *Bot. Jahrb. Syst*. 101 : 393-433.

ENDRESS, P. K., 1982. — Syncarpy and alternative modes of escaping disavantages of apocarpy in primitive angiosperms. *Taxon* 31 : 48-52.

ENDRESS, P. K., 1984. — The flowering process in the Eupomatiaceae (Magnoliales). *Bot. Jahrb. Syst*. 104 : 297-319.

ENDRESS, P. K., 1985. — Stamenabzission und Pollenpräsentation bei Annonaceae. *Flora* 176 : 95-98.

ENDRESS, P. K., 1986. — Reproductive structures and phylogenetic significance of extant primitive angiosperms. *Pl. Syst. Evol*. 152 : 1-28.

ENDRESS, P. K., 1987. — The Early Evolution of the Angiosperm Flower. *Tree* 2 : 300-304.

FINET, A. & GAGNEPAIN, F., 1907. — Annonacées. *In* : *Flore générale de l'Indochine*, tome 1 : 42-123.

FRIES, R. E., 1958. — Annonaceae. *In* : ENGLER & PRANTL, *Nat. Pflanzenf.*, 2ᵉ éd., 17a, 2 : 1-171.

FRIIS, E. M. & CREPET, W. L., 1987. — Time of appearance of floral features. *In* : *The origins of angiosperms and their biological consequences*. Rd. E. M. FRIIS, W. G. CHALONER & P. R. CRANE, Cambridge University Press : 145-179.

GERLACH, D., 1984. — *Botanische Mikrotechnik*, 3e éd., Thieme, 311 p.

GOTTSBERGER, G., 1970. — Beiträge zur Biologie von Annonaceen-Blüten. *Öst. Bot. Z.* 118 : 237-279.

GOTTSBERGER, G., 1977. — Some aspects of beetle pollination in the evolution of flowering plants. *Pl. Syst. Evol.*, Suppl. 1 : 211-226.

GOTTSBERGER, G., 1988. — The reproductive biology of primitive angiosperms. *Taxon* 37 : 630-643.

HALLÉ, F. & OLDEMAN, R. A. A., 1970. — *Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux*. Masson, Paris, 178 p.

KESSLER, P., 1988. — Revision der Gattung Orophea Blume. *Blumea* 33 : 1-80.

KRAL, R., 1960. — A revision of Asimina and Deeringothamnus (Annonaceae). *Brittonia* 12 : 233-278.

LAMOUREUX, C. H., 1975. — Phenology and floral biology of Monodora myristica (Annonaceae) in Bogor, Indonesia. *Ann. Bogor.* 6 : 1-25.

LE THOMAS, A., 1983. — Morphologie et palynologie des Annonacées africaines : interrelations phylogéniques. *Bothalia* 14 : 825-831.

LE THOMAS, A., 1988. — Les structures reproductives des Magnoliales africaines et malgaches : significations phylogénétiques. *Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard.* 25 : 161-174.

MORAWETZ, W., 1984. — Pollination and dispersal. *In* : A monograph of the genus Anaxagorea A. St. Hil., Part 1. Ed. P. J. MAAS & L. Y. Th. WESTRA. *Bot. Jahrb. Syst.* 105 : 95.

PERIASAMY, K., 1954. — On the floral biology of some members of the Annonaceae. *J. Madras Univ.*, B, 24 : 7-12.

PERIASAMY, K. & SWAMY, B. G. L., 1959. — Studies in the Annonaceae I. Microsporogenesis in Cananga odorata and Miliusa wightiana. *Phytomorphology* 9 : 251-263.

SCHATZ, G. E., 1985. — A new Cymbopetalum (Annonaceae) from Costa Rica and Panama with observations on natural hybridization. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 72 : 535-538.

SCHROEDER, F. G., 1987. — Infloreszenzen, Synfloreszenzen und Moduln. Ein terminologischer Beitrag zur Infloreszenzmorphologie. *Bot. Jahrb. Syst.* 108 : 449-471.

SMETS, E., 1986. — Localization and systematic importance of the floral nectaries in the Magnoliatae (Dicotyledons). *Bull. Jard. Bot. Nat. Belg.* 56 : 51-76.

STEPHENSON, A. G., 1981. — Flower and fruit abortion : proximate causes and ultimate functions. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 12 : 253-279.

THIEN, L. B., 1974. — Floral biology of Magnolia. *Amer. J. Bot.* 61 : 1037-1045.

THIEN, L. B., 1980. — Patterns of pollination in the primitive angiosperms. *Biotropica* 12 : 1-13.

THIEN, L. B., WHITE, D. A. & YATSU, L. Y., 1983. — The reproductive biology of a relict — Illicium floridanum Ellis. *Amer. J. Bot.* 70 : 719-727.

WATKINSON, A. R., 1988. — On the growth and reproductive schedules of plants : a modular viewpoint. *Acta Oecologica, Oecol. Plant.* 9 : 67-81.

WEBBER, A. C., 1981. — Algunas aspectos da biologia floral de Annona sericea Dun. (Annonaceae). *Acta Amazonica* 11 : 61-65.

WEBBER, A. C., 1982. — Biologia floral de Rollinia mucosa (Jacq.) Baill. (Annonaceae). *Anais XXXIII Congresso Nacional de Botânica* (Brésil) : 57-63.

WESTER, P. J., 1910. — Pollination experiments with Annonas. *Bull. Torrey Bot. Club* 37 : 529-539.

WILLSON, M. & SCHEMSKE, D., 1980. — Pollinator limitation, fruit production, and floral display in Pawpaw (Asimina triloba). *Bull. Torrey Bot. Club* 107 : 401-408.

WYATT, R., 1982. — Inflorescence architecture : how flower number, arrangment and phenology affect pollination and fruit-set. *Amer. J. Bot.* 69 : 585-594.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4ᵉ sér., **10**, 1988,
section B, *Adansonia*, n° 4 : 395-406.

Une espèce répandue mais nouvelle d'Afrique tropicale : *Grewia fabreguesii* E. Boudouresque *sp. nov.* (*Tiliaceae*). Comparaison avec *G. flavescens* Juss.

E. BOUDOURESQUE

Résumé : *Grewia fabreguesii sp. nov.* (*Tiliaceae*), répandu en Afrique tropicale, était jusqu'à ce jour confondu avec *G. flavescens* Juss. (1804) qui, en région soudanienne, est également présent dans les formations à *Combretaceae*.

Summary : *Grewia fabreguesii sp. nov.* (*Tiliaceae*), a widespread species in tropical Africa, has up to now been misidentified and confused with *G. flavescens* Juss. (1804), the latter also being present in sudanian *Combretaceae* woodland.

Eric Boudouresque, Laboratoire d'Ecologie Végétale, Faculté des Sciences, Université d'Orléans, B.P. 6759, F. 45067 Orléans cedex 2, France.

Curieusement, une espèce répandue en Afrique tropicale, était jusqu'à ce jour confondue avec *Grewia flavescens* décrit par A. L. DE JUSSIEU en 1804 des Indes. Ceci est d'autant plus étrange que l'espèce de JUSSIEU, bien que moins fréquente, est réellement présente sur le continent africain, dans des biotopes proches. Au Niger elles affectionnent les formations à *Combretaceae* sahéliennes et sahélo-soudaniennes (*Combretum micranthum* G. Don, *C. nigricans* Lepr. ex Guill. & Perr., *C. glutinosum* Perr. ex DC., *Guiera senegalensis* J. F. Gmel.) sur sols squelettiques. Dans le département de Niamey, au Niger, on les trouve plus particulièrement sur des sols sablo-limoneux peu épais (5-25 cm) recouvrant les grès du continental terminal.

Nos propres observations au Niger et la consultation des collections du Laboratoire de Phanérogamie du Muséum d'Histoire Naturelle de Paris où sont conservés les types de JUSSIEU nous ont permis de connaître le véritable *Grewia flavescens* Juss. (1804), et de distinguer une nouvelle espèce : *Grewia fabreguesii*, dédiée à Bernard PEYRE DE FABRÈGUES, pastoraliste et botaniste à l'Institut d'Elevage et de Médecine Vétérinaire des Pays tropicaux (Maisons-Alfort, France) qui, au cours de longs séjours au Niger, a fait considérablement avancer nos connaissances sur la flore et la végétation de ce pays.

Alors que *Grewia flavescens* Juss. est strictement soudano-zambézien (Centres régionaux d'endémisme soudanien, zambézien et Somalie-Massai de WHITE, 1976), l'espèce nouvelle possède une aire de répartition plus étendue : débordant la région soudano-zambézienne on la trouve en région sahélienne et au Kalahari.

Sur le terrain, *Grewia fabreguesii* se distingue facilement de *G. flavescens* par ses tiges âgées de section quadrangulaire fortement anguleuses ; ses feuilles plus brillantes, plus scabres,

proportionnellement plus étroites, non cordées à la base; ses pièces florales de moitié plus petites; ses fruits également de taille plus faible et brun orangé, alors que les drupes de *Grewia flavescens* sont blanc-nacré ou beige clair (Tableau 1).

TABLEAU 1 : Comparaison entre *Grewia fabreguesii* et *G. flavescens*.

ORGANES	CARACTÈRES COMMUNS AUX DEUX ESPÈCES	CARACTÈRES PROPRES À *G. fabreguesii*	CARACTÈRES PROPRES À *G. flavescens*
TIGES :	diamètre : 2-5 cm.	canaliculées 4-ailées et 1(2) bourrelet(s).	3(4) facettes longitudinales.
FEUILLES :			
limbes	sommet acuminé, bord denté irrégulier.	3 fois plus long que large, allongé, elliptique, base cunéiforme à arrondie.	2 fois plus long que large, ovale, obovale-elliptique, base cordée à arrondie.
FLEURS :			
boutons	étranglés sous le milieu.	partie inférieure aussi large que la partie supérieure.	partie inférieure plus large que la partie supérieure.
sépales	oblongs.	long. : 6,5-7,5 mm.	long. : 10-16 mm.
pétales	jaunes.	base glandulaire peu galbée.	base glandulaire très gibbeuse.
androgynophore	tronconique.	sommet arrondi; vert.	cupuliforme à bord sup. très anguleux; brun foncé noir.
pollen	ellipsoïde, tricolporé, exine tectée, ponctuée.	35-42 × 45-49 µm, colpe ouvert : 5-7 × 35-40 µm, exine réticulée.	39-45 × 45-59 µm, colpe étroit : 0,5-2 × 35-45 µm, exine non réticulée.
DRUPES :			
épicarpe	friable.	brun-rouge, orangé.	blanc-nacré, beige.
mésocarpe	fibreux.	sucré, goût agréable.	peu sucré.
noyau	piriforme.	fovéoles et crête (0-1) peu marquées; (1)2-3 graines.	fovéoles et 1-2 crêtes très marquées; 1 graine.

Certains auteurs ont différencié les deux taxons. Ainsi, CHEVALIER, récoltant à deux reprises (n° *24376* et *24789*) l'espèce de JUSSIEU dans le Gourma (Burkina faso), lui attribue improprement le binom d'une espèce de Java décrite également par JUSSIEU (1804), *Grewia guazumifolia*. WILD, *in* EXELL et al. (1963), distingue deux variétés de *G. flavescens* : d'une part var. *flavescens* que nous pouvons assimiler à *G. fabreguesii* et d'autre part var. *olukondae* (Schinz) Wild qui doit être mis en synonymie de *G. flavescens* Juss.

Mais la plupart des botanistes font un amalgame entre la diagnose du *G. flavescens* de JUSSIEU et leurs propres observations de *G. fabreguesii*. Le caractère angulaire des tiges âgées de *G. fabreguesii* est nommément attribué à *G. flavescens* par plusieurs auteurs parmi lesquels on peut citer : ROBERTY (1954, p. 211); EXELL et al. (1963, p. 46); BERHAUT (1967, p. 211); GEERLING (1982, p. 320); MAYDELL (1983, p. 271). Il en est de même pour les descriptions des feuilles et des fruits faites par ces mêmes auteurs, mais aussi par AUBRÉVILLE (1950, p. 154) et SCHNELL (1960, icône n° 109). MAYDELL (*op. cit.*), après avoir décrit notre *G. fabreguesii* sous

le nom de *G. flavescens* (p. 271), fait dans sa description de *G. mollis* (p. 271) un amalgame entre *G. venusta* Fres (*G. mollis* auct. *non* Juss.) et *G. flavescens* Juss. *G. flavescens* Juss. a été également confondu avec *G. lasiodiscus* Schum. (LEBRUN et al., 1983, p. 256) : les auteurs ayant pris le pédoncule intracarpique du fruit de l'espèce de JUSSIEU pour le stipe qui prolonge l'androgynophore au-dessus de l'insertion des étamines, caractéristique de la fleur de l'espèce de SCHUMANN.

Grewia fabreguesii E. Boudouresque, *sp. nov.* — Fig. 1, 3-6.

— *G. flavescens* auct. afr. mult., *p.p.*, *non* JUSS.
— *G. flavescens* auct. var. *flavescens* : H. WILD *in* EXELL, FERNANDES & WILD, Flora Zambesiaca 2 (1) : 46-47 (1963), *non* JUSS.

Affinis Grewiae flavescentis Juss. *a qua differt caulibus maturis maxime alatis; foliis ellipticis (non ovatis vel obovatis), basi cuneata vel rotundata (non cordata), ratio longitudinis ad latitudinem 2,4-3,4 est, dum apud* G. flavescentem *1,8-2,2; floribus minoribus et petalis cum aera glandulosa minus convexis; androgynophoro truncato-turbinato viridi vel viridi-fusco (non fusco, nigro vel nigro) superne rotundato (non cupuliformo-angulato); fructu minore, colore fusco-flammeolo (non candido vel fusco diluto).*

TYPUS : *E. Boudouresque 6044*, Niger, forêt classée de Guesselbodi, 20.2.1985, fl. (holo-, P!; iso-, ALF, ESN, UCJ).

Liane ou buisson de 1-4 m de hauteur, pluricaule à tiges de 2-5 cm de diamètre, fortement canaliculées, 4-ailées, dont 2 ailes plus saillantes et 1 (2) bourrelet(s). Feuilles à limbe allongé, elliptique, à base cunéiforme ou arrondie de 3,5-5,5(-8) × 1,3-2,1(-3) cm avec un rapport de la longueur à la largeur de 2,4-3,4; sommet acuminé, bord denté irrégulier. Limbe des feuilles âgées rugueux et scabre sur les deux faces éparsement couvertes de poils étoilés raides.

Fleurs jaunes; boutons floraux oblongs, étranglés sous le milieu, la partie supérieure à peu près aussi large que la partie inférieure. Sépales oblong-lancéolés 1,3-1,7 × 6,5-7,5 mm. Pétales à limbe étroit (2,7-3,7 × 0,8-1 mm) de même largeur que la base glandulaire (0,8-1 mm de large, 1-1,4 mm de longueur) très peu galbée; la face extérieure légèrement convexe; la face concave est occupée par une aire glandulaire papilleuse bordée latéralement de poils plus ou moins denses et vers le haut d'une rangée de poils étoilés à branches raides orientées vers le haut et vers le bas, disposés sur un bourrelet transversal. Androgynophore tronconique de couleur verte ou vert-brun, sommet arrondi cilié; hauteur : 0,8-1,2 mm; diamètre basal : 0,7-0,9 mm; diamètre supérieur : 1,7-2,1 mm; rapport du diamètre supérieur au diamètre basal : 1,6-1,8 . Pistil d'une longueur totale de 4,4-5,6 mm; stigmate à 4 lobes subulés; 1-4 carpelles contenant chacun 10-16 ovules biserriés. Pollen ellipsoïde : 35-42 × 45-49 μm; tricolporé, à colpes ouverts : 5-7 × 35-40 μm; exine tectée, réticulée, ponctuée.

Drupe globuleuse grossièrement sphérique, soit entière (1 carpelle fertile) avec un diamètre de 6,6-7,4 mm, soit 2-3(4)-lobulée (2-4 carpelles fertiles) avec un diamètre de 10-12 mm; hauteur de la drupe : 5,8-7,2 mm. Androgynophore très légèrement accrescent devenant subcupuliforme : diamètre supérieur : 1,6-2,8 mm; diamètre inférieur : 1-2 mm; hauteur peu modifiée : 0,8-1,2 mm. Epicarpe rigide et friable, fovéolé, parsemé de poils étoilés laissant voir sa surface brillante brun-rouge ou orangée. Mésocarpe fibreux peu charnu, sucré, au goût agréable. A la maturation du fruit, sous l'effet d'une dessication de ses tissus, le mésocarpe se dissocie de l'épicarpe et se rétracte sur le(s) noyau(x) mais reste fixé au sommet

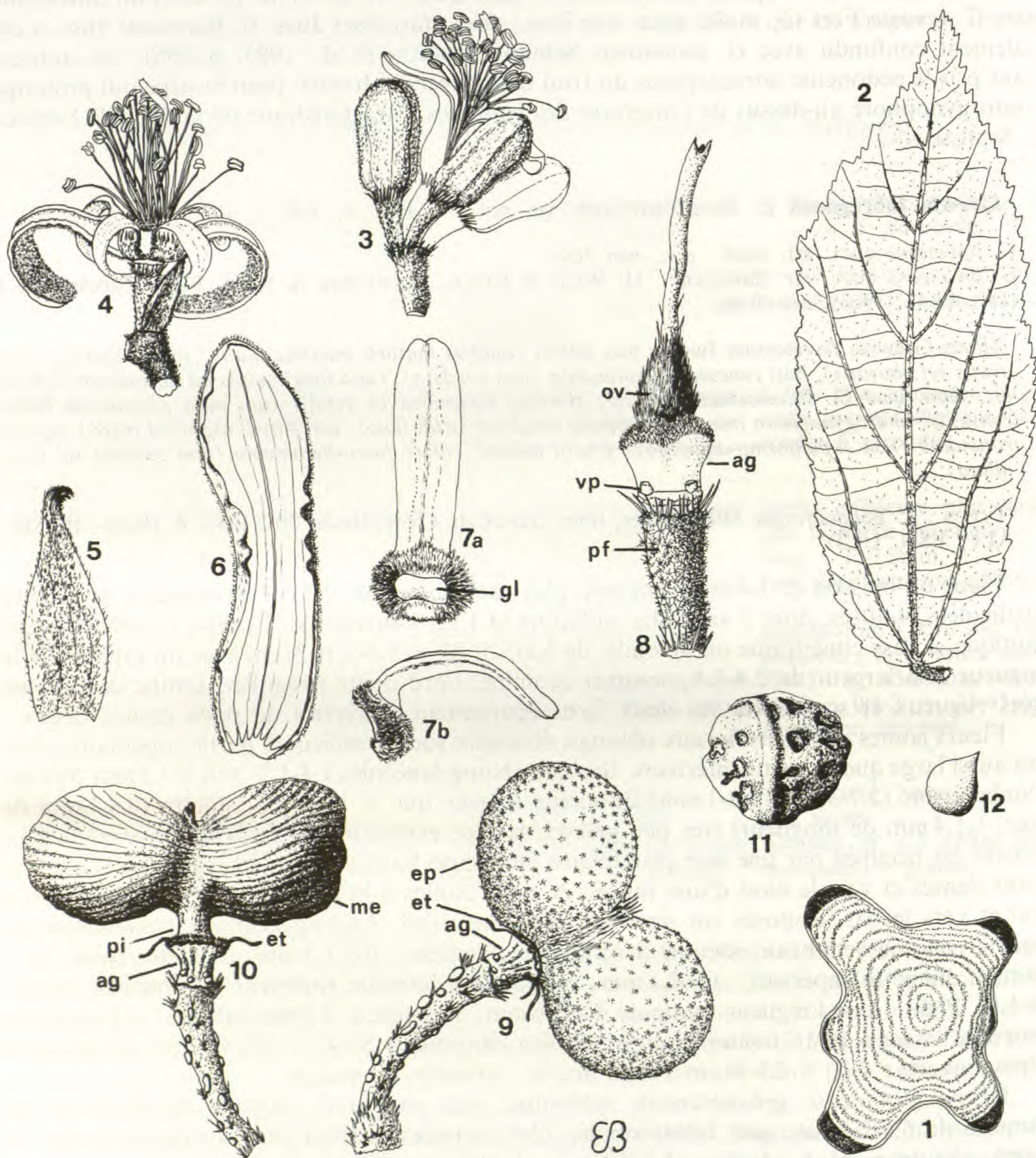


Fig. 1. — **Grewia fabreguesii** E. Boudouresque : **1**, section d'une tige × 1,5 ; **2**, feuille × 1,5 ; **3**, boutons floraux × 3 ; **4**, fleur × 3 ; **5**, bractée × 6 ; **6**, sépale face supérieure × 6 ; **7a**, **b**, pétale de face et de profil × 6 ; **8**, pistil × 6 ; **9**, fruit × 3 ; **10**, fruit débarrassé de l'épicarpe × 3 ; **11**, noyau × 3 ; **12**, graine × 3. ag : androgynophore ; ep : épicarpe ; et : restes des filets staminaux ; gl : base glandulaire du pétale ; me : mésocarpe ; ov : ovaire ; pi : pédoncule intracarpique ; pf : pédoncule floral ; st : stigmates ; vp : cicatrices des verticilles périanthaires. (1, 2, 11, 12, *E. Boudouresque 6051* ; 3-8, *E. Boudouresque 6044* ; 9, 10, *E. Boudouresque 5217*).

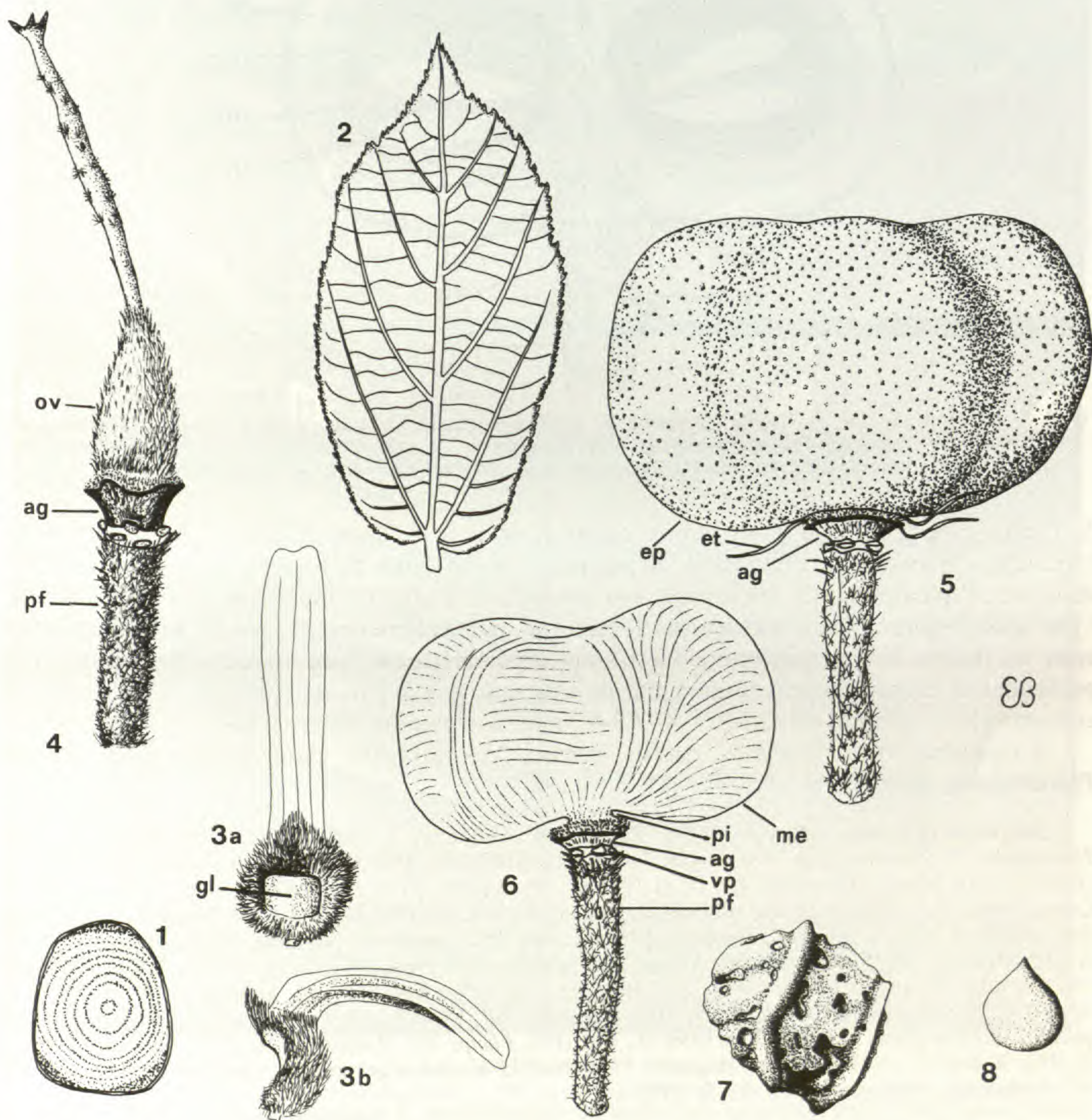


Fig. 2. — **Grewia flavescens** Juss. : **1**, section de tige × 1,5 ; **2**, feuille × 1,5 ; **3**, bouron floral × 3 ; **4a**, **b**, pétale de face et de profil × 6 ; **5**, pistil × 6 ; **6**, fruit × 3 ; **7**, fruit débarrassé de l'épicarpe × 3 ; **8**, noyau × 3. ag : androgynophore ; ep : épicarpe ; et : restes des filets staminaux ; gl : base glandulaire du pétale ; me : mésocarpe ; ov : ovaire ; pi : pédoncule intracarpique ; pf : pédoncule floral ; vp : cicatrices des verticilles périanthaires. (1, 2, 6-8, *E. Boudouresque 6057* ; 3-5, *E. Boudouresque 4359*).

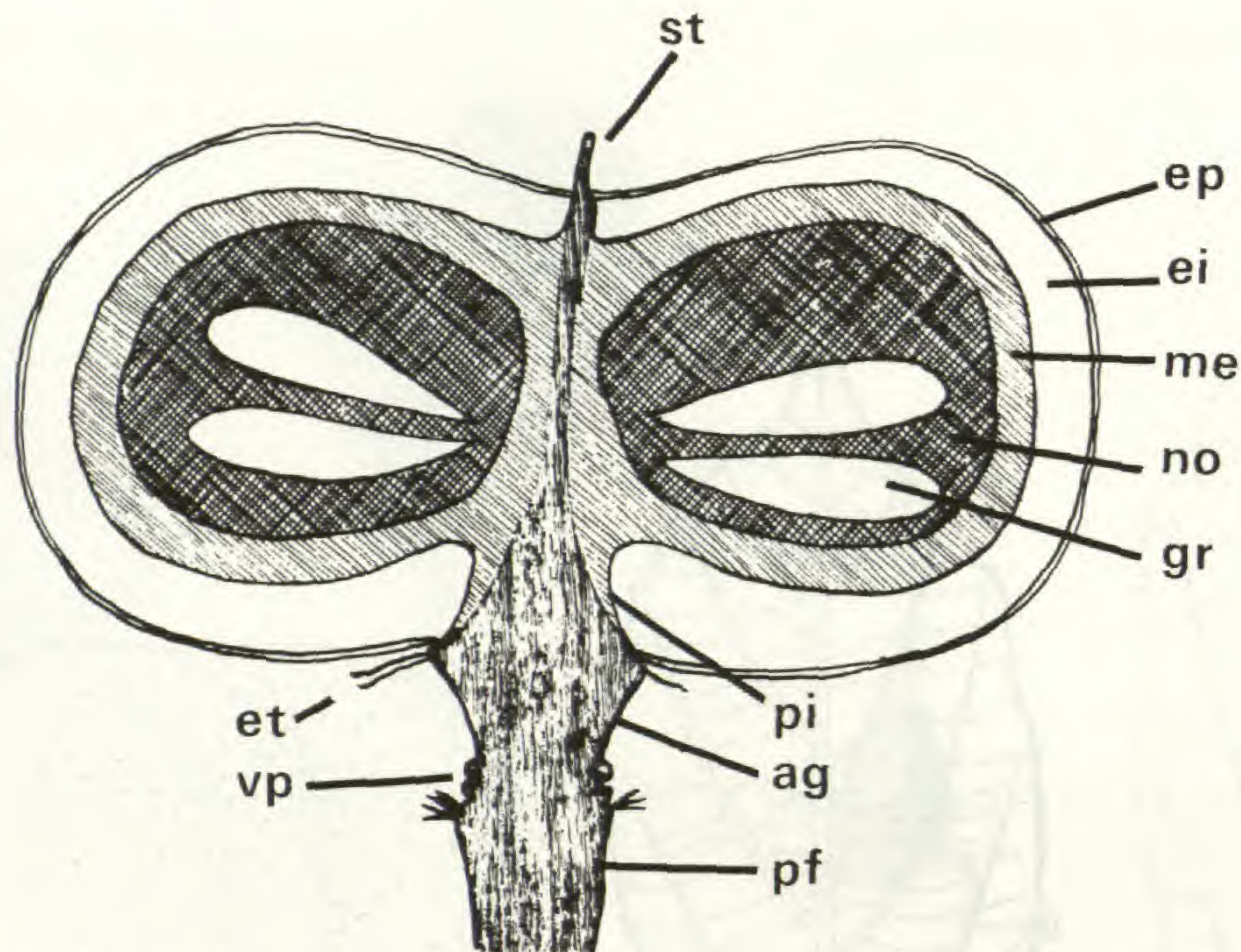


Fig. 3. — Structure du fruit de **Grewia fabreguesii** E. Boudouresque. ag, androgynophore; ei, espace intracarpique; ep, épicarpe; et, restes des filets staminaux; gr, loges des graines; me, mésocarpe; no, noyau; pf, pédoncule floral; pi, pédoncule intracarpique; st, restes stigmatiques; vp, cicatrices des verticilles périanthaires.

de l'androgynophore, une constriction apparaît donc à sa base, au-dessus de l'insertion de l'épicarpe, définissant un pédoncule intracarpique de 0,4-1 mm de hauteur et de 0,4-0,8 mm de diamètre; l'épicarpe rigide conservant son volume, il se crée un espace intracarpique de 0,4-1 mm entre l'épicarpe et le mésocarpe. L'épicarpe, particulièrement fragile, se brise facilement entre les doigts. Noyau piriforme, 4,3-5,3 mm de diamètre, surface marquée de fovéoles peu profondes et éventuellement d'une crête ne s'élevant pas à plus de 0,25 mm. Chaque noyau contient (1)2-3 graines de 2,3-2,9 × 3,3-4,1 mm à tégument externe lisse.

L'ensemble des caractères décrits permet de rattacher cette espèce à la section *Pluriovulatae* Burret.

SPÉCIMENS ÉTUDIÉS : *Barrett 55/56*, Zimbabwe, Umouma 1.1956, fl., fr. (P!); *Bingham 1165*, Zimbabwe; *E. Boudouresque 3899*, Niger, Torodi, 25.9.1984, fr. (P!); *3900, ibid.*, Kobadié, 15.9.1975, fr. (ESN!); *5217*, Niger, Hamadidé, fr., 10.11.1976, fr. (P, ALF!); *6044*, type; *6051*, Niger, forêt classée de Guesselbodi, 10.1.1984, fr. et tige (P!); *6052, ibid.*, 15.1.1984, fr. (P!); *Berhaut 2114*, Sénégal, Thiès, ravin des voleurs, fr. (P!); *2259, ibid.*, Kaolack, 1952, fl., tige (P!); *Dinter 68*, Namibie, Okahandja, 3.1906, fl., fr. (P!); *Gaston 792*, Tchad, Hadjer Arkop, grès altérés, 13.7.1966 (P!); *Gillett 13619*, Kenya, Moyale, 1080 m, talus d'escarpement rocheux, 24.7.1952, fr., tige (P!); *Heudelot s.n.*, Sénégal, 1837, fl., fr. (P!); *M.E.B.A. 83*, Mauritanie, El Azol, fr. (P!); *Mosnier 268*, Mauritanie, entre Kaédi et Mbidane Dow, plateau sablo-argileux sur grès, 7.10.1959, fr., tige (P!); *Phelps 107*, Zimbabwe, Kariba, on rocky hillside, fl. (P!); *Schulz E. 11-1986*, Niger, Bagzane, 17°49'N-8°43'E, chaos granitique, 9.9.1986, fl. (P!); *Vaillant 67*, Cameroun, Maroua, 1945, fl., fr. (P!).

Grewia flavescens Juss. — Fig. 2, 4-6.

Ann. Mus. Natn. Hist. Nat. Paris 4 : 91 (1804).
— *Vinticena flavescens* (JUSS.) BURRET, Notizbl. Königl. Bot. Gart. Berlin 12 : 715 (1935).
— *Grewia olukondae* SCHINZ, Bull. Herb. Boissier. 2 (8) : 701 (1936).

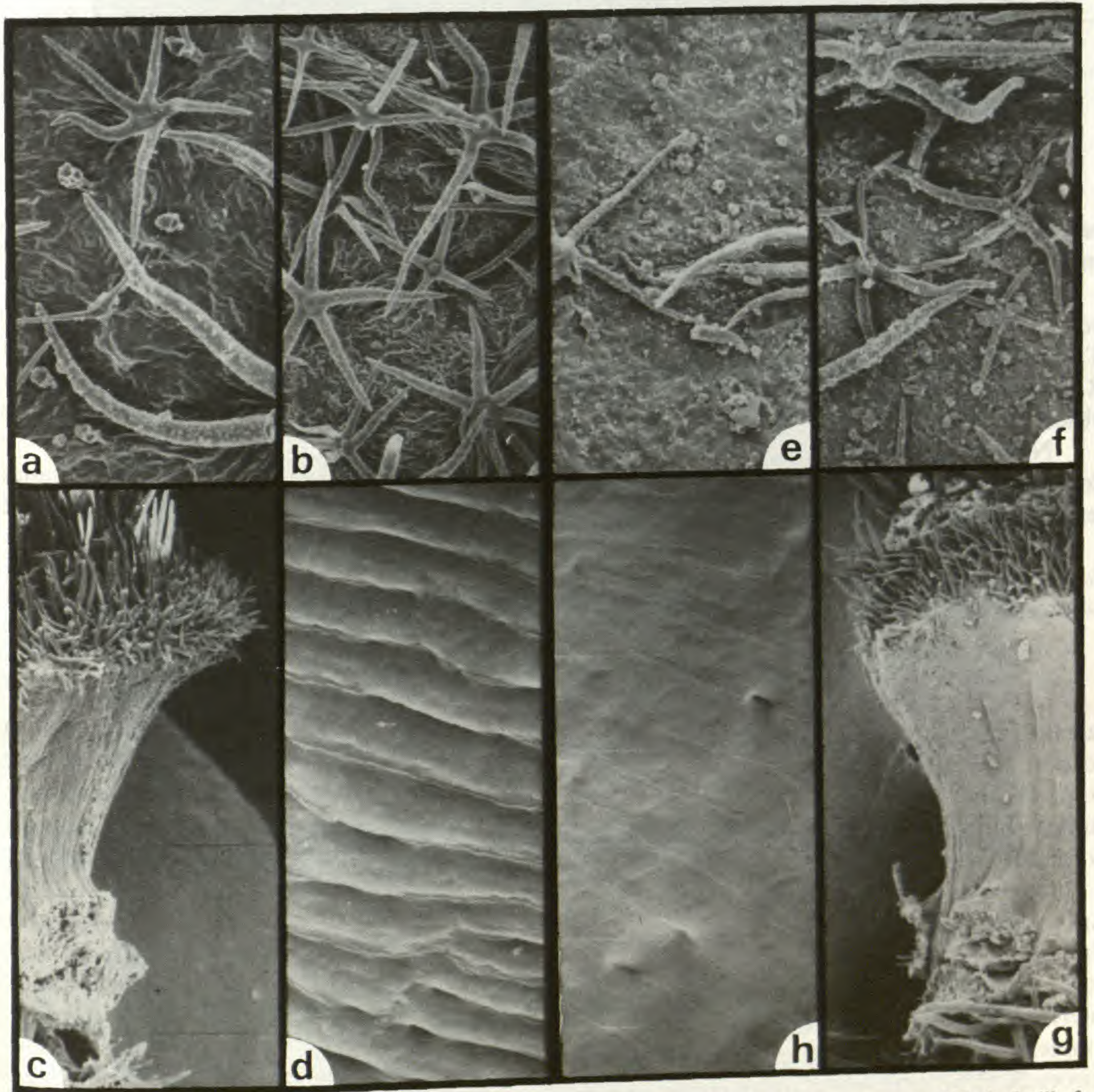


Fig. 4. — **Grewia flavescens** Juss. : **a**, feuille face supérieure, poils étoilés denses et indumentum × 100 ; **b**, feuille face inférieure, poils étoilés denses et indumentum × 100 ; **c**, androgynophore, moitié droite × 50 ; **d**, graine, tégument strié × 1000. — **Grewia fabreguesii** E. Boudouresque : **e**, feuille face supérieure, poils étoilés épars, absence d'indumentum × 100 ; **f**, feuille face inférieure, poils étoilés épars, absence d'indumentum × 100 ; **g**, androgynophore, moitié gauche × 50 ; **h**, graine, tégument lisse × 1000. Photographies M.E.B., C.R.P.H.T.-C.N.R.S., Orléans.

— *G. flavescens* var. *olukondae* (SCHINZ) WILD, Flora Zambesiaca 2 (1) : 46-47 (1963).
— *G. pilosa* auct. : MASTERS, Fl. Trop. Afr. 1 : 250 (1868), *p.p.*, *non* LAM. (1789).
— *G. caffra* auct. : K. SCHUM., Bot. Jahrb. Syst. 37 (1903), *non* MEISN. (1843).
— *G. guazumifolia* auct. : A. CHEV., Expl. Bot. Afr. Occ. Franç. : 87 (1920), *non* JUSS. (1804).
— *G. lasiodiscus* auct. : LEBRUN et al., Bull. Soc. Bot. France 130, lettres bot. (3) : 256 (1983), *non* K. SCHUM. (1901).
— *G. mollis* auct. : VON MAYDELL, Arbres et arbustes du Sahel : 272-273 (1983), *p.p.*, *non* JUSS. (1804).

TYPE : *Jussieu 12568*, « Indes orientales » (holo-, P-JU!).

Le type de *G. flavescens* (*Herb. Jussieu 12568*, holo-, P!) a été rapporté d'Indes, en 1795, par le jardinier LAHAYE, qui a accompagné Antoine D'ENTRECASTEAUX, navigateur français envoyé en 1791 à la recherche de LA PÉROUSE.

En très bon état de conservation et d'une étonnante fraîcheur, cet échantillon ne comporte pas de fruit (la diagnose de JUSSIEU se termine par la mention : « *fructus ignotus* »). Il s'agit d'un rameau jeune, feuillé, portant 5 boutons floraux et 3 fleurs dont l'une a été disséquée par R. CAPURON en mars 1960, mais celui-ci n'a malheureusement pas pu publier ses dernières observations.

Nous nous sommes attaché, dans un premier temps, à préciser la description des organes floraux et des feuilles. L'espèce ayant été ainsi parfaitement définie, nous avons pu, sur le terrain, observer les fruits et le port général de la plante.

Nous n'abordons ici que les points essentiels nécessaires à la différenciation de *G. flavescens* et de *G. fabreguesii*. Le lecteur recherchant plus de précision pourra se référer utilement à l'excellente description de R. WILCZEK (1963 : 25-26).

Liane ou buisson de 1-4 m de hauteur, pluricaule à tiges de 2-5 cm de diamètre et 3(4) facettes longitudinales, mais non ailée. Feuilles à limbe ovale à obovale-elliptique à base cordée, subcordée (ou arrondie) de 3,5-5,5 × 1,6-2,8 cm ; le rapport de la longueur à la largeur étant de 1,8-2,2. Le limbe est subcoriace ; les deux faces sont ± densément recouvertes de poils étoilés ± souples, dominant un indumentum très fin recouvrant toute la surface du limbe et donnant à la feuille son aspect terne.

Boutons floraux étranglés sous le milieu et à partie inférieure plus large. Sépales oblongs-lancéolés 3-4 × 10-16 mm ; pétales à limbe de 1,2-1,7 × 3,8-6,2 mm, plus étroit que la base glandulaire (1,9-2,1 mm de largeur et 1,6-2 mm de hauteur). Cette dernière très gibbeuse, à face extérieure convexe couverte de poils apprimés denses à disposition antéro-postérieure et à face interne concave présentant une aire glandulaire papilleuse bordée latéralement de poils denses, souples et vers le haut d'une rangée de poils étoilés à branches raides groupée en deux faisceaux : l'un antérieur, l'autre postérieur. Androgynophore tronconique cupuliforme à bord supérieur très anguleux, 5-lobé, brun sombre à noir, cilié au sommet, d'une hauteur de 0,8-1,4 mm ; diamètre à la base : 1-1,4 mm ; diamètre au sommet 1,7-3,2 mm ; rapport du diamètre supérieur au diamètre inférieur voisin de 2-2,2. Pistil d'une longueur totale de 7-10 mm, compressé ; stigmate à lobes subulés ; 1-4 carpelles contenant chacun 10-18 ovules biserriés. Pollen ellipsoïde : 39-45 × 45-59 µm ; tricolporé, à colpes fermés : 0,5-2 × 35-45 µm ; exine tectée, ponctuée, non réticulée.

Drupe globuleuse aplatie, soit entière (1 carpelle fertile) avec un diamètre de 8-10 mm, soit

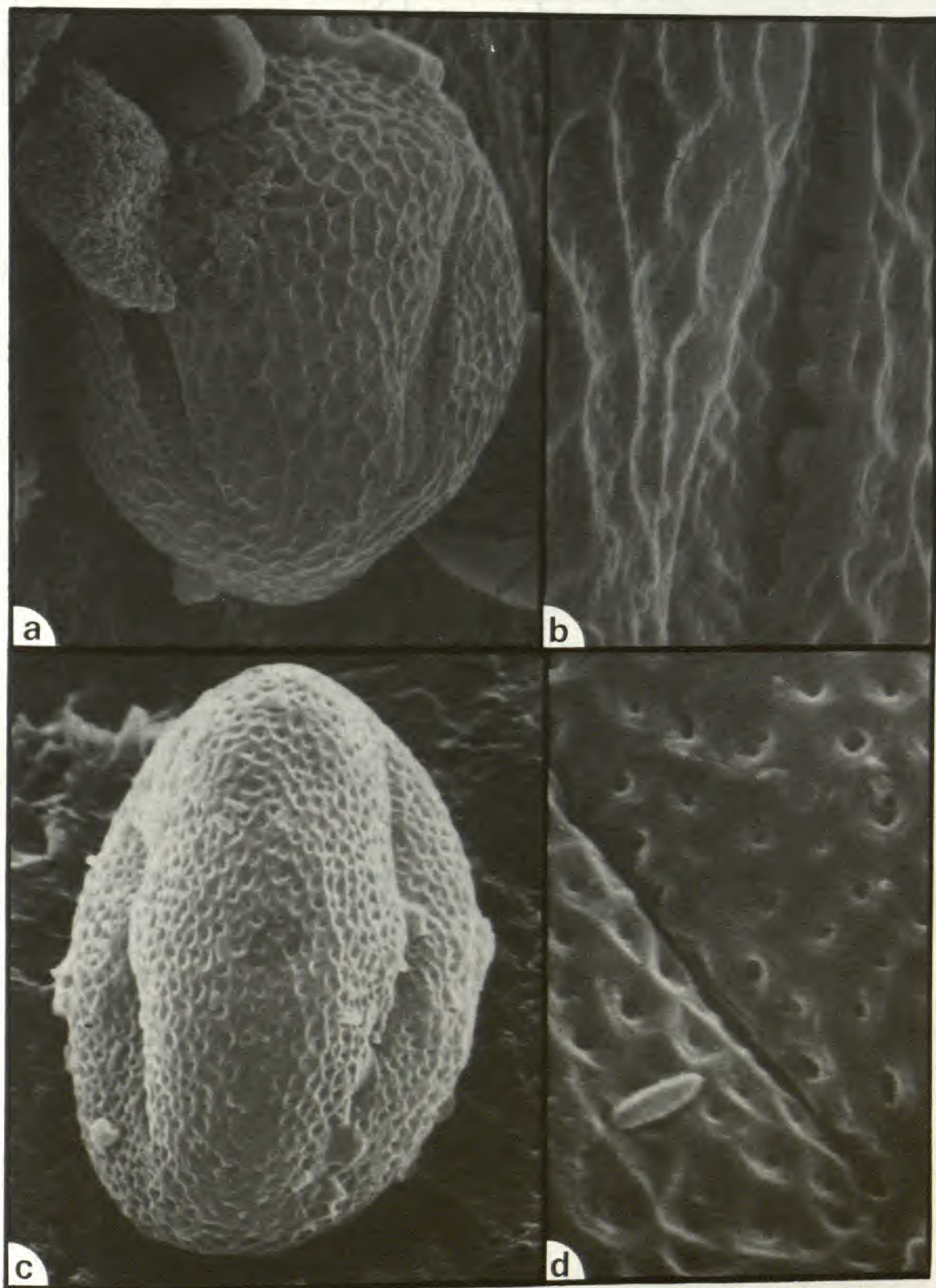


Fig. 5. — **Grewia fabreguesii** E. Boudouresque : **a**, pollen × 2100 ; **b**, exine réticulée et colpe ouvert × 8500. — **Grewia flavescens** Juss. : **c**, pollen × 2100 ; **d**, exine ponctuée et colpe fermé × 8500. Microphotographies M.E.B., C.R.P.H.T.-C.N.R.S., Orléans.

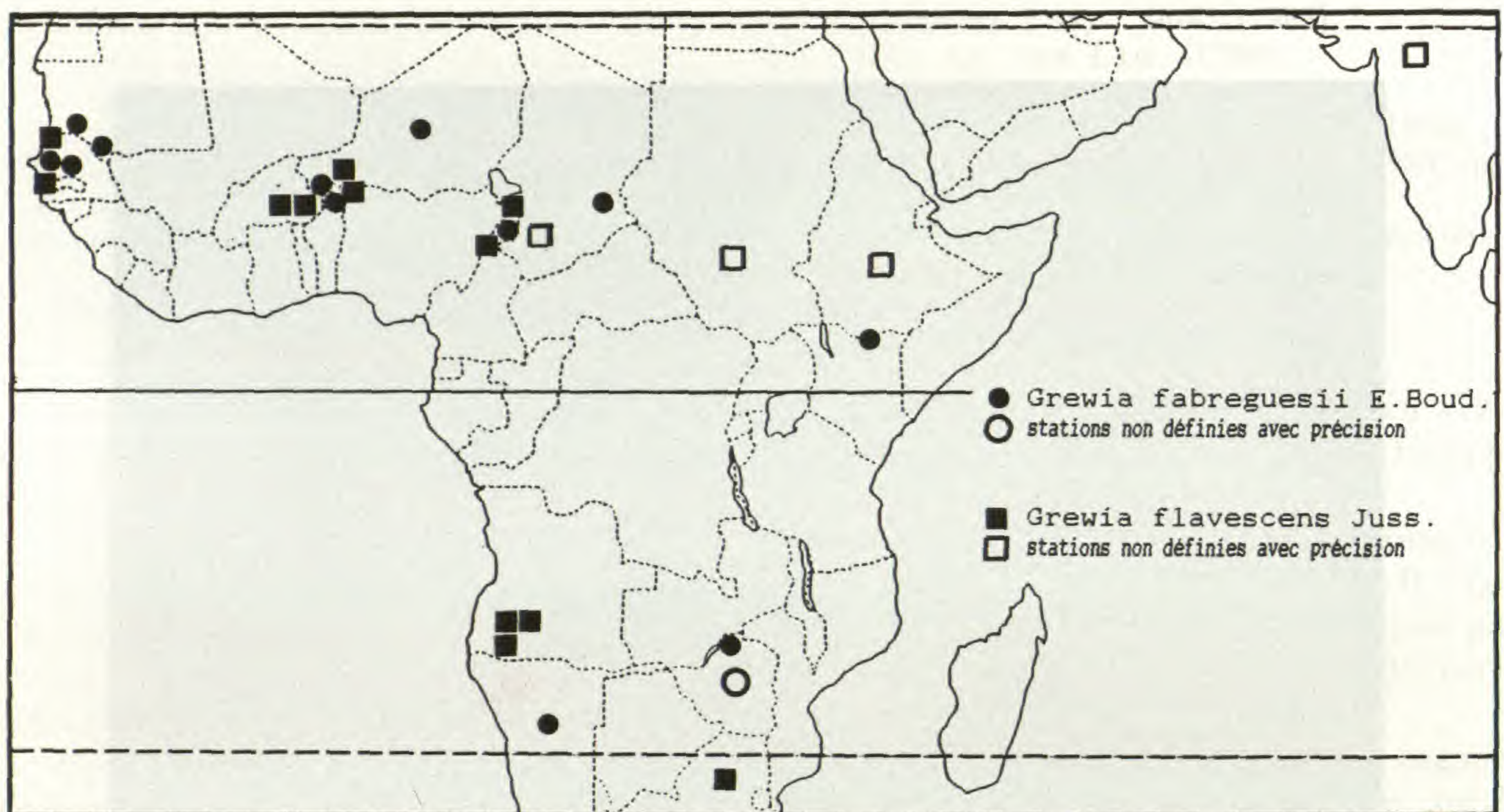


Fig. 6. — Carte de répartition de **Grewia fabreguesii** E. Boudouresque et de **G. flavescens** Juss. (échelle : 1/75.000.000).

lobulé (2-4 carpelles fertiles) avec un diamètre de 11,7-14,7 mm. Hauteur de la drupe : 8-9 mm. Androgynophore cupuliforme à bords supérieurs très anguleux où peuvent persister des filets d'étamines : hauteur 0,4-0,8 mm, diamètre inférieur 0,9-1,7 mm, diamètre supérieur 1,6-3,2 mm. Epicarpe rigide, relativement moins friable que l'épicarpe du fruit de *G. fabreguesii*; surface fovéolée, couverte de poils étoilés, rapprochés et de taille variable, donnant au fruit un aspect blanc-nacré, beige ou brun clair; mésocarpe fibreux, peu sucré, de couleur rosée. A la maturation, le fruit de *G. flavescens*, subit le même phénomène de dessication que celui de *G. fabreguesii* : pédoncule intracarpique de 0,4-0,8 mm de hauteur et 1,6-2 mm de diamètre. L'épicarpe rigide conservant sa position, un espace intracarpique de 0,4-0,8 mm le sépare du mésocarpe. Noyau grossièrement piriforme de 5,4-6,4 mm de diamètre orné d'une crête médiane bien marquée haute de 0,5-1,1 mm, et (0)1-2 crêtes latérales; surface de l'endocarpe profondément fovéolé. 1(2-3) graines à tégument externe strié de 3,6-4,4 × 3,9-5,1 mm.

L'ensemble des caractères décrits permet de rattacher cette espèce à la section *Pluriovulatae* Burret.

Spécimens étudiés : *Boudet 5408*, Niger, Malgorou (Sabongari), 14.11.1968, fr. (P!); *5584, ibid.*, Beye Beye (Sabongari), 21.11.1968, fr. (P!); *E. Boudouresque 4359*, Niger, vallée Goroubi, 24.6.1976, fl. (P, ESN, UCJ!); *6045, ibid.*, Tapoa, 18.2.1978, fl., fr. (P!); *6057, ibid.*, forêt classée de Guesselbodi, lat. 13°25′ N, long. 2°17′ E, 12.1983, pluviométrie 600 mm, température moyenne annuelle 29° C, fr., tige (P, ALF!); *6058, ibid.*, 10.1.1984, fr., tige (P!); *Bounougou 154*, Cameroun, 50 km NE de Dokolo, 18.7.1964, fr. (P!); *Chevalier 24376*, Burkina Faso, Konkobiri-Diapaga, 5-9.7.1910, fl. (P!); *24652, ibid.*, Koupéla-Zorgo, 31.7.1910, fl. (P!); *24789, ibid.*, Yatenga, 28-31.8.1910, fl. (P!); *C.N.A.D. 1356*, leg. Meurillon, Cameroun, Maroua, 15.1.1968, fl., fr. (P!); *Expédition Colston 132*, Soudan, Kordofan, 1878, fr., tige (P!); *Fotius 1124*, Tchad, Pérépéré, 21.10.1968, fr. (P!); *Gaston 3264*, Cameroun, Bagné-Makari, 5.10.1972 (P!); *Jussieu 12568*, « Indes orientales » (holotype, P-JU!); *Ihlenfeld 2018*, Afrique du sud, Warmbad, Weg

nach Nylstroom-Passhöhe, Transvaal, Brauer Sand mit Stein, lichtes Buschweld, 23.1.1962, fl. (HBG!); *Lavie 621*, Niger, Say, 18.10.1974 (P!); *Leprieur s.n.*, Sénégal, Cap rouge, 8.1827, fl. (P!); *Letouzey 6271*, Cameroun, Boulore (5 km N de Maroua), 450-850 m, 18.8.1964, fl. (HBG!); *6526, ibid.*, Lara-Guidiguis (Kaele), 29.8.1964, fl., j.fr. (P!); *Lonning 43*, Niger, Ouro Sawabé, 18.2.1977, fr. (P!); *Menezes 774*, Angola, Huila, Alto Cunene, 20.9.1963, fr. (P!); *953, ibid.*, Curoca, Chitata, 14.11.1963, fl. (P!); *3314, ibid.*, Lubango, fl., fr. (P!); *Otavi 30*, Namibie, 1910, fl. (HBG!); *5489, ibid.*, 28.1.1925, fl. (HBG!); *Schimper 210*, Ethiopie, 15.7.1852, fl., tige (P!); *831, ibid.*, 18.9.1858, fl. (P!); *Trochain 4211*, Sénégal, Thiès, Kissène, 26.7.1934, fr. (P!); *Vaillant 378*, Cameroun, Maroua, 8.1945, fl. (P!); *Welwitsch 1369*, Angola, sd., fl. (P!).

Les individus des deux espèces observés sur le terrain, au Niger, souvent associés dans le même biotope, présentaient toujours des caractères bien tranchés. Nous n'avons jamais rencontré d'individus pouvant faire penser à une hybridation possible entre les deux taxons.

D'autre part, en novembre 1984, nous avons fait germer des graines des deux espèces : elles se sont développées sans difficulté dans la serre chaude de l'Université d'Orléans. Nous suivons la croissance de quatre *Grewia fabreguesii* issus de graines récoltées sur deux plantes différentes du Niger et de trois *G. flavescens* provenant de semences prélevées sur trois pieds éloignés de la région de Niamey (Niger). Aucun individu n'a encore fleuri, mais on peut affirmer dès à présent que la morphologie des tiges et celle des feuilles sont en tout point conformes à celles de leur parent respectif.

Par ailleurs, des échantillons en provenance du Cameroun et du Tchad méridional, présentent des caractères particuliers qui les rapprochent à la fois de *Grewia flavescens* (feuilles cordées à pubescence douce, androgynophore anguleux brun sombre), et de *G. fabreguesii* (petits fruits brun-orangés, tige plus ou moins carénée à ailée). Mais ils s'en différencient par un androgynophore trapu, à base cylindrique, à sommet marqué par cinq ailes anguleuses très marquées alternant avec les insertions des pièces périanthaires, et un pistil compressé et caréné. Ces spécimens sont les suivants :

Audru 75, Tchad, Pont du Ba Illi, fourré ripicole sur sable, 25.6.1964, fl. (P!); *Bezuidenhout 175*, Zimbabwe, Victoria, Mushandike National Park, sandy glay type soil, 10.2.1975, fl. (HBG!); *Chevalier 6670*, Tchad, Pays Snoussi, Kako Pongourou, 6.12.1902, fl., fr. (P!); *9021, ibid.*, région du Iro souka, 1.7.1903, fl. (P!); *9260, ibid.*, région de Corbol, 16-20.7.1903, fl., tige (P!); *9343, ibid.*, bords du Baguirmi Korbo, 25-28.7.1903, fl. (P!); *9698, ibid.*, Baguirmi, 25-31.8.1903, fl. (P!); *10524, ibid.*, entre le B. jalamat et le Porpor Koulfés, 6.1903, fl. (P!); *Creac'h 82*, N'Djaména, 15.7.1938, fl. (P!); *Gaston 823*, Tchad, Hadjer Arkop, 10 km N d'Am Guereda, savane arbustive, sol sur grès altérés, 14.7.1966, fl., tige (P!); *1259, ibid.*, Moyto sur rocher, 25.11.1967, fr. (P!); *Jacques-Félix 3745*, Cameroun, Maroua à Guider, 5.1939, fl. (P!); *Maley 74*, Tchad, N'Djaména, 7.1967, fl. (P!); *83, ibid.*; *M.E.B.A. 689*, leg. MYRAT, Tchad, ouadai Iméné Bouatil près d'Abéché, 31.10.1935, fr. (P!).

Une étude plus approfondie de ces échantillons est nécessaire pour décider leur véritable identité.

REMERCIEMENTS : Nous tenons, tout particulièrement, à remercier ici J.-P. LEBRUN, I.E.M.V.T. Maisons-Alfort, et A. L. STORK, Conservatoire Botanique de Genève, pour l'aide précieuse qu'ils nous ont apportée au cours de nos recherches, pour nous avoir encouragé et avoir relu et corrigé ce texte. Les observations et les photographies au M.E.B. ont été faites, avec l'aide de M. SIMONATO, Centre de Recherche sur la Physique des hautes températures (C.N.R.S.) Orléans, sur un Stereoscan 100 Cambridge.

BIBLIOGRAPHIE

AUBRÉVILLE, A., 1950. — *Flore Forestière Soudano-guinéenne*. Paris, 523 p.

BERHAUT, J., 1967. — *Flore du Sénégal*. Dakar, 485 p.

BRUNEAU DE MIRE, Ph. & GILLET, H., 1956. — Contribution à l'étude de la flore du Massif de l'Aïr (Sahara méridional). — Première partie. *J. Agric. Trop. Bot. Appl.* 3 (5-6) : 221-247.

BURRET, M., 1910. — Verwandtschaftsverhälniβe und Verbreitung der afrikanischen Grewia-Arten, mit Berücksichtigung der übrigen. *Bot. Jahrb. Syst.* 44 : 199-238.

BURRET, M., 1911. — Die afrikanischen Arten der Gattung Grewia L. *Bot. Jahrb. Syst.* 45 : 156-203.

EXELL, A. W., FERNANDES, A. & WILD, H., 1963. — Grewia L. *in* Flora Zambesiaca 2 (1) : 37-63.

GEERLING, C., 1982. — *Guide de terrain des ligneux sahéliens et soudano-guinéens*. Wageningen, 340 p.

HUTCHINSON, J. & DALZIEL, J. M., 1958. — Tiliaceae *in Flora of West Tropical Africa*. Second edit. revised by KEAY, R. W. J., 1 (2) : 300-310.

JUSSIEU, A. L., 1804. — Mémoire sur le Grewia, genre de plantes de la famille des Tiliacées. *Ann. Mus. Natn. Hist. Nat., Paris* 4 : 82-93.

LEBRUN, J.-P., BOUDOURESQUE, E., DULIEU, D., GARBA, M., SAADOU, M. & ROUSSEL, R., 1983. — Second supplément au « Catalogue des plantes vasculaires du Niger ». *Bull. Soc. Bot. France* 130 (3) : 249-256.

MAYDELL, VON H.-J., 1983. — *Arbres et arbustes du Sahel, leurs caractéristiques et leurs distributions*. GTZ Eschborn, 531 p.

POIRET, J. L. M., 1811. — Greuvier. *Encyclopédie méthodique — Botanique* (Supplément), tome II, Paris : 845-849.

ROBERTY, G., 1982. — *Petite flore de l'ouest-africain*. ORSTOM, Paris, 441 p.

SCHINZ, H., 1908. — Beiträge zur Kenntnis der Afrikanischen-Flora (Neue Folge). *Bull. Herb. Boissier*, ser. 2, 8 (10) : 699-703.

SCHNELL, R., 1960. — Grewia flavescens Juss., *Icones plantarum africanum*, Sénégal, IFAN Dakar, 5 (109) : 3 p.

SCHUMANN, K., 1901. — Die Grewia asiatica Linn. in Africa. *Notizbl. Königl. Bot. Gart. Berlin* 3 (25) : 99-104.

WHITE, F., 1976. — The vegetation map of Africa. — The history of a completed project. *Boissiera* 24b : 659-666.

WILCZEK, R., 1963. — Grewia L. *in Flore du Congo, du Rwanda et du Burundi* 10 : 4-38.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **10**, 1988,
section B, *Adansonia*, n° 4 : 407-409.

Chenopodium dunosum Simón *sp. nov.* (*Chenopodium* L. sous-genre *Ambrosia* A. J. Scott, *Chenopodiaceae*) de l'Amérique du Sud

L. E. Simón

Résumé : *Chenopodium dunosum*, nouvelle espèce de *Chenopodium* sous-genre *Ambrosia* (*Chenopodiaceae*) d'Amérique du Sud, est décrite et comparée à une autre espèce sudaméricaine du même sous-genre.

Summary : *Chenopodium dunosum*, a new species of *Chenopodium* sub-genus *Ambrosia* from South America is described and discussed in relation to another South American species of this same sub-genus.

Lidia E. Simón, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 Paris, France.
Adresse permanente : *Cátedra de Introducción a la Botánica, Facultad de Ciencias Naturales y Museo. Paseo del Bosque s/n°. 1900 La Plata, Argentina.*

Au cours de la révision des espèces du sous-genre *Ambrosia* A. J. Scott du genre *Chenopodium* L., j'ai trouvé des spécimens dont les caractères permettent de les placer dans la section *Ambrina* Hooker. A ma connaissance ils appartiennent à une espèce non décrite ; je la propose sous le binôme *Chenopodium dunosum* Simón, faisant allusion à l'habitat, sur les dunes du Sud du Brésil et de l'Est de l'Argentine (frontière uruguayenne).

Chenopodium dunosum Simón, *sp. nov.* — Fig. 1.

Herbae annua vel perennes, erecta, aromaticae. Caules glandulosos, pilosos. Folia alterna, 2-5 cm longa × 0,75-1,5 cm lata ; laminae obovatae regulariter et profunditer serrato-acuminatae, glandulosae et pubescentes. Inflorescentiae terminales fere aphyllae, spicato-paniculatae. Flores bisexuales numerosae, inconspicuae. Perianthium paullo coriaceum, globosum ; segmentibus apicibus triangularibus, ecarinatum, glabrescentis. Sepala 5. Utriculo subglobosus ; pericarpium glanduloso-pilosus, adhaerens. Semina horizontalia, ad 1,2 mm diam., margine rotundata.

Type : Brésil, Province de Rio Grande, *ex « Herbier Impérial du Brésil 366 »*, comm. C. Gaudichaud, 1833 (holo-, P).

Herbe aromatique. Tiges dressées, longitudinalement striées, pubescentes. Feuilles alternes, exstipulées, larges de 0,75 à 1,5 cm et longues jusqu'à 5 cm ; pétiole long jusqu'à 0,5 cm ; limbe obové, profondément et uniformément serreté, serratures acuminées à droit-

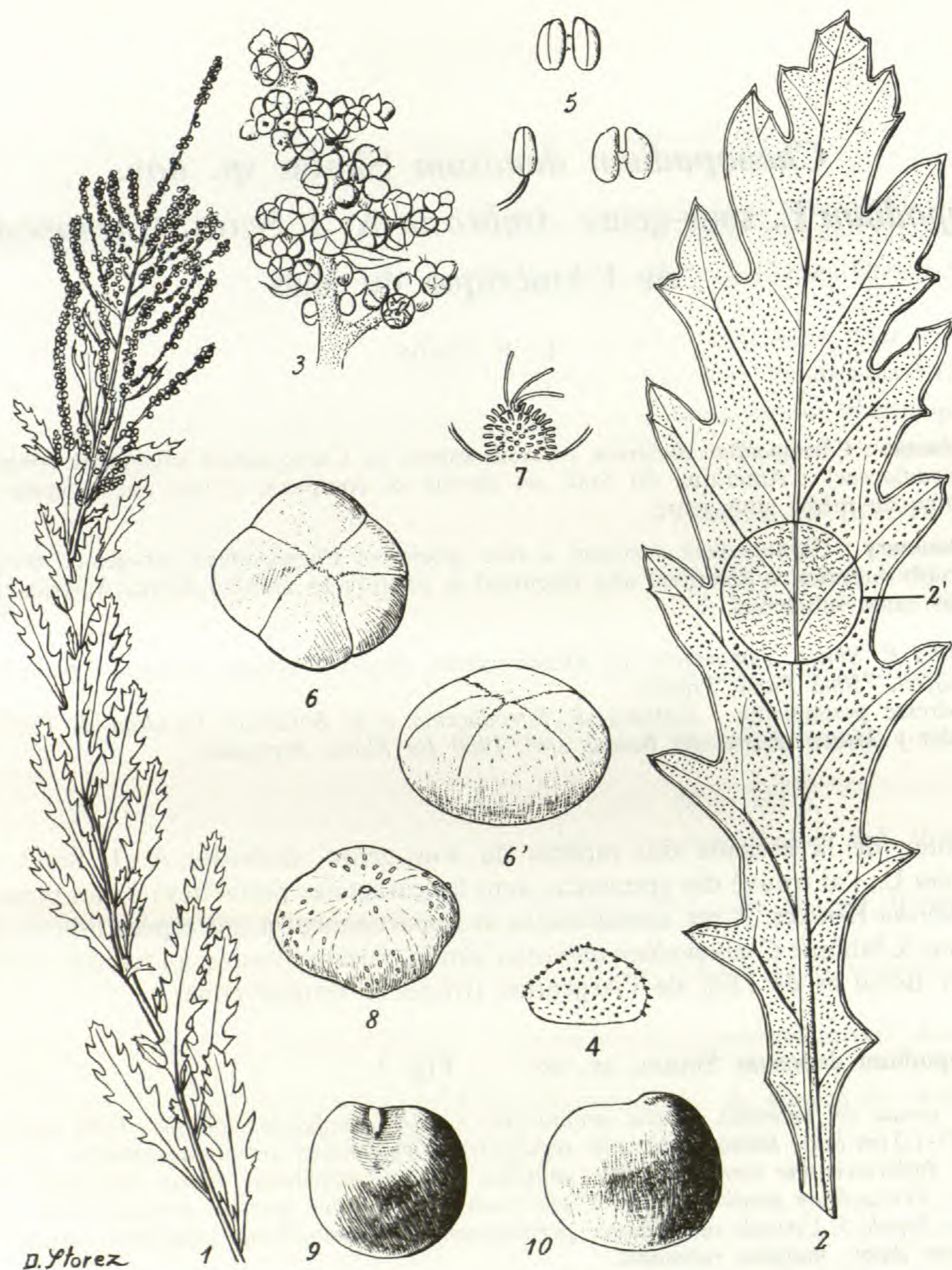


Fig. 1. — **Chenopodium dunosum** : **1**, branche en fruit × 2/3 ; **2**, feuille, face inférieure, **2'**, face supérieure × 4 ; **3**, partie de l'inflorescence × 4 ; **4**, sépale, vue centrale × 16 ; **5**, anthères × 16 ; **6**, **6'**, calices fructifères × 16 ; **7**, gynécée × 12 ; **8**, fruit × 16 ; **9**, graine, vue ventrale et **10**, vue dorsale × 16. (3, 4, 5, 7 de *Sellow s.n.*, P ; le reste de l'holotype, P).

acuminées (suivant HICKEY, 1971), base cunée, apex acuminé; pubescence simple et glanduleuse sur les deux faces, plus dense sur la face inférieure.

Inflorescences terminales, en panicules composées d'épis denses, presque sans bractées, multiflores. Fleurs très petites, hermaphrodites, apétales. Calice globuleux, 5-mère. Sépales triangulaires soudés jusqu'à 1/3, pubescents, glabrescents, ± ciliés, devenant coriaces et renfermant presque complètement le fruit. Etamines 5, libres, d'environ 0,9 mm. Style très court. Stigmates 2-3 filiformes, longs. Ovaire globuleux couvert de poils glanduleux.

Utricule globuleux à péricarpe membraneux, blanchâtre, adhérent, glanduleux-pubescent (poils courtement pédicellés; cellule apicale pyriforme, SIMÓN, 1987). Graines transversalement disposées, globuleuses (1,2 mm), tégument lisse à finement ridé, châtain brillant; radicule peu proéminente.

Cette espèce est proche de *Ch. retusum* (Moq.) Juss. ex Moq. par la forme des feuilles, le péricarpe adhérent et la pubescence, le nombre de sépales et leur forme. De plus, elles possèdent les mêmes exigences écologiques.

Les différences sont les suivantes :

Ch. dunosum	*Ch. retusum*
Limbe serreté, apex acuminé.	Limbe denté, apex obtus, mucroné.
Péricarpe blanchâtre, sommet des sépales triangulaire, coriace.	Péricarpe blanchâtre semi-transparent, plus mince, sommet des sépales subcucullé et charnu.
Graines globuleuses à tégument lisse ou finement ridé.	Graines elliptiques à globuleuses à tégument ridé.

DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUE ET ÉCOLOGIE : Sud-Est du Brésil et Est de l'Argentine (frontière uruguayenne) sur des sols sablonneux et des dunes côtières.

MATÉRIEL ÉTUDIÉ. — ARGENTINE : Entre Ríos, Gualeguaychú, dunas del Río Uruguay, *Cabrera 3977* déc. 1936 (LP). — BRÉSIL : Prov. de Río Grande, *ex herb. Imp. du Brésil 366*, comm. *C. Gaudichaud* a. 1833 P. In maritimis Prov. Cisplatinae, *Sellow* (*spécimen A*) (P). Cerro dos Inforeados, *Sellow 1773*, (GPAE).

REMERCIEMENTS : Cette étude a été effectuée au Laboratoire de Phanérogamie du Muséum National d'Histoire Naturelle où j'ai bénéficié de tout ce qui était nécessaire; la diagnose latine a été faite par Cristina H. ROLLERI, du Museo de La Plata.

BIBLIOGRAPHIE

HICKEY, L., 1971. — Leaf architectural classification of the angiosperms. *Amer. J. Bot.* 58 : 450-470.

SIMÓN, L., 1987. — Morfologia, distribución y valor diagnóstico de los pelos glandulares en especies de Chenopodium L. (Chenopodiaceae). *Rev. Mus. La Plata*, n.s. Botánica 21 (99) : 99-100.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4ᵉ sér., **10**, 1988,
section B, *Adansonia*, nº 4 : 411-419.

Anatomie des fleurs fertiles et stériles de *Zamioculcas* (*Araceae*)

D. BARABÉ & S. FORGET

Résumé : L'inflorescence de *Zamioculcas zamiifolia* se compose de fleurs femelles, mâles et stériles, munies d'un périanthe tétramère. Les fleurs femelles possèdent un gynécée biloculaire, vascularisé par quatre faisceaux. Chez les fleurs mâles, quatre étamines ceinturent un gynécée stérile. L'appareil reproducteur des fleurs stériles est réduit à un gynécée rudimentaire, vascularisé par quatre faisceaux. Chez cette espèce, il n'y a pas de relation entre la taille des organes et le nombre de faisceaux qui les innervent. Il est probable que toutes les pièces florales de *Zamioculcas* agissent comme des osmophores en plus de leur fonction initiale. Cependant, chez les fleurs stériles et mâles les gynécées ont perdu leur fonction reproductrice.

Summary : The inflorescence of *Zamioculcas zamiifolia* is composed of female, male and sterile flowers with a tetramerous perianth. The female flowers possess a bilocular gynoecium with four vascular bundles. The four stamens of the male flowers surround a sterile gynoecium. The sterile flowers have a rudimentary gynoecium vascularised by four bundles. In this species, there is no relation between the size of the different parts and the number of bundles that innervate them. All the flower parts of *Zamioculcas* probably act as osmophores in addition to their initial functions. Nevertheless, the gynoecia of the sterile and male flowers have lost their reproductive function.

Denis Barabé et Suzanne Forget, Jardin botanique de Montréal et Institut botanique de l'Université de Montréal, 4101, rue Sherbrooke est, Montréal, P. Québec, Canada H1X 2B2.

INTRODUCTION

Les caractères floraux sont un élément important dans la classification des sous-familles et des genres d'Aracées, famille qui compte près de 110 genres et 2000 espèces. La variabilité remarquable que présente la fleur dans cette famille en fait un système d'organes de choix pour des études de morphologie comparée. Les principaux travaux récents, portant sur l'anatomie florale des Aracées, ont été réalisés par EYDE et al. (1967), HOTTA (1971) et FRENCH (1985*a*, 1985*b*, 1986*a*, 1986*b*, 1986*c*). Après avoir analysé la structure de certains organes floraux de genres appartenant à différentes sous-familles, ces auteurs ont émis des hypothèses phylogénétiques et fait ressortir des caractères importants pour la classification inter-générique.

Chez les Aracées, on trouve des fleurs bisexuées et unisexuées avec ou sans périanthe. Dans la très grande majorité des genres les fleurs unisexuées ne possèdent pas de périanthe. Les fleurs unisexuées avec périanthe se rencontrent seulement dans les genres *Gonatopus*, *Zamioculcas* (*Pothoideae*) et *Stylochiton* (*Aroideae*).

L'étude de l'anatomie florale de *Zamioculcas* s'inscrit dans une série de travaux entreprise depuis plusieurs années au Jardin botanique de Montréal (p. ex. BARABÉ & FORGET, 1987 ;

Barabé et al., 1986, 1987*a*, 1987*b*). Elle permettra de comprendre la nature des fleurs stériles que l'on rencontre dans ce genre et de discuter de la relation qui existe entre la taille d'un organe et le nombre de faisceaux vasculaires qui l'innervent.

Le genre monotypique *Zamioculcas* appartient à la sous-famille des *Pothoideae*. Celle-ci est caractérisée par l'absence de cellules laticifères et de trichosclérites (sauf *Pothos rumphii* var. *giganteus* qui possède des trichosclérites), des nervures latérales secondaires et tertiaires réticulées, très rarement subparallèles (*Acoreae*), des fleurs bisexuées, chlamydées, rarement unisexuées (Nicolson, 1982).

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les fleurs étudiées proviennent d'un spécimen de *Zamioculcas zamiifolia* (Lodd.) Engl. cultivé au Jardin botanique de Montréal (7324-39). Lors de la cueillette, les fleurs ont été fixées au FAA-70 % (90 % d'éthanol 70 %, 5 % de formol de commerce à 35 % et 5 % d'acide acétique). Ensuite, elles ont été déshydratées à l'alcool butylique tertiaire et incluses au Paraplast de pF 56° C. Les coupes sériées de 10 μm d'épaisseur ont été colorées à la safranine et au bleu astra. L'étude porte sur 15 fleurs.

OBSERVATIONS

L'inflorescence

L'inflorescence se compose de fleurs femelles, mâles et stériles (Fig. 1-3), munies d'un périanthe tétramère. Les fleurs femelles, qui occupent environ le tiers inférieur du spadice, possèdent un gynénée biloculaire. Le stigmate est plus ou moins discoïde (Fig. 2, B). Les fleurs mâles occupent les deux tiers supérieurs. Chez ces dernières, quatre étamines ceinturent un gynécée stérile (Fig. 1, D ; 3, A). Les fleurs mâles sont approximativement deux fois plus volumineuses que les fleurs femelles (Fig. 1). Les fleurs stériles, qui sont en petit nombre par rapport aux deux autres types, occupent la zone intermédiaire (Fig. 1, A ; 2, B). Cette zone correspond environ au quinzième de la longueur totale de l'inflorescence, soit 13 cm. L'appareil reproducteur des fleurs stériles est réduit à un gynécée stérile. Ces fleurs sont au moins deux fois plus petites que les fleurs femelles. Ainsi que nous le verrons plus loin, c'est la taille des tépales qui varie entre les fleurs mâles et les fleurs stériles et non celle du gynécée. On observe un brunissement progressif des pièces florales au fur et à mesure que les fleurs parviennent à maturité. Ce phénomène est probablement dû à la diffusion de substances phénoliques dans les tissus parenchymateux. Lors de la floraison, les fleurs femelles sont enfermées dans la partie inférieure de la spathe alors que les fleurs mâles sont à découvert.

La préfloraison est opposée-décussée ou imbriquée (Fig. 1).

Vascularisation des fleurs femelles. — Fig. 1, H-J.

A la base de la fleur, complètement dans l'axe inflorescentiel, on observe quatre à sept faisceaux vasculaires selon l'échantillon considéré. En pénétrant dans la fleur, ces faisceaux se

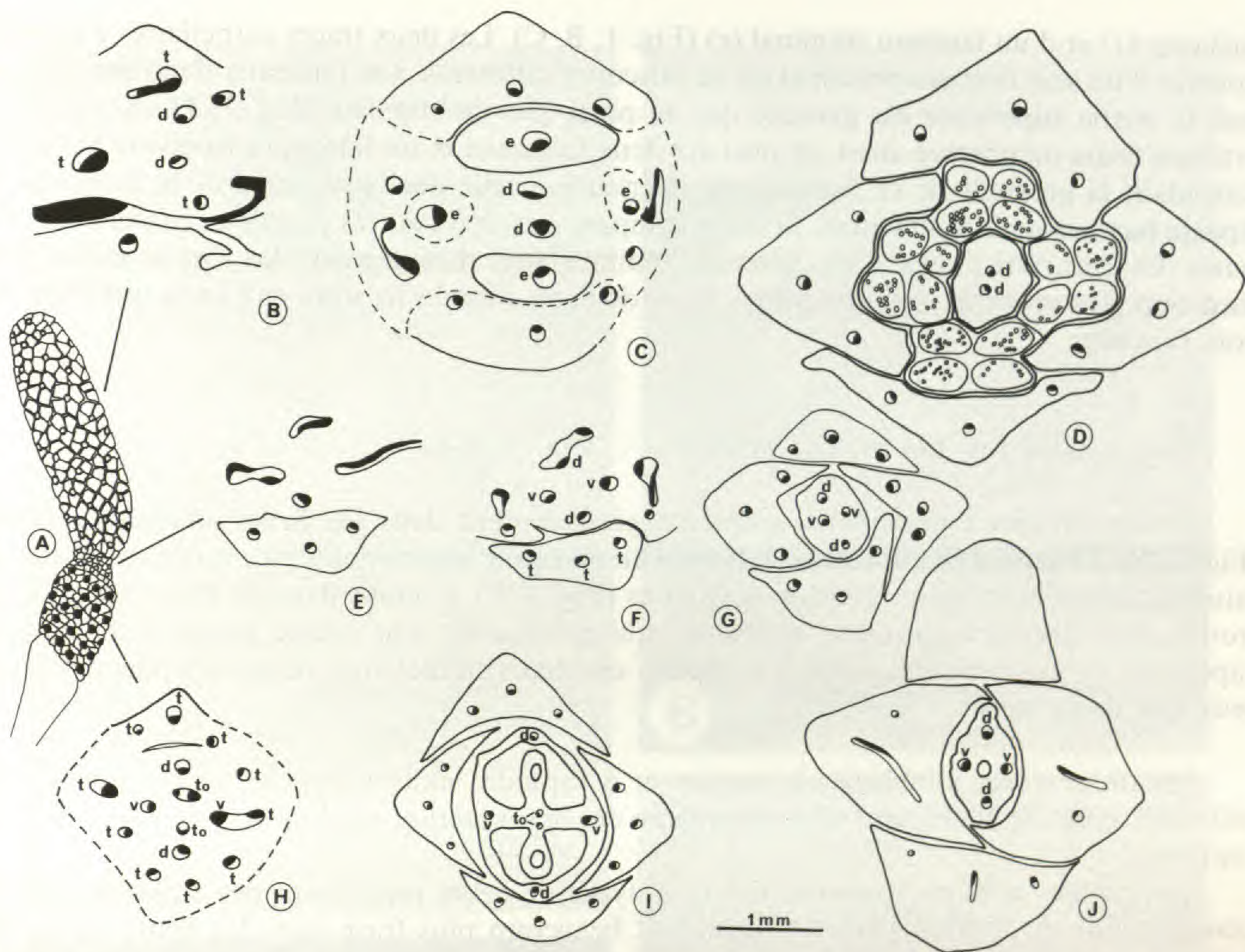


Fig. 1. — Inflorescence et coupes transversales de fleurs de **Zamioculcas zamiifolia** : **A**, inflorescence ; **B-D**, fleur mâle ; **E-G**, fleur stérile ; **H-J**, fleur femelle. B et C, base de la fleur ; D, niveau des filets ; E et F, base de la fleur ; G, partie médiane de la fleur ; G, base de l'ovaire ; I, partie médiane de l'ovaire ; J, partie supérieure de l'ovaire. (d, faisceau dorsal ; e, faisceau staminal ; t, faisceau tépalaire ; to, trace ovulaire ; v, faisceau ventral).

ramifient et, au niveau de la base du gynécée, on distingue 16 à 18 faisceaux (Fig. 1, H). Douze faisceaux pénètrent dans les pièces périanthaires. Chaque tépale est vascularisé par trois faisceaux (Fig. 1, I). A la base du gynécée, on observe quatre faisceaux carpellaires (*d* et *v*), localisés dans la paroi ovarienne, et deux traces ovulaires (*to*) montant dans le septum jusqu'au niveau d'insertion des ovules subamphitropes (Fig. 1, I). Les traces ovulaires s'individualisent rapidement à partir des faisceaux provenant de l'axe (Fig. 1, H), de sorte qu'elles ne sont pas associées à un type de faisceaux en particulier. Au-dessus du niveau d'insertion des ovules, placés en position axile (Fig. 1, I ; 2, D), les faisceaux *d* et *v* poursuivent leur course jusqu'au niveau du stigmate (Fig. 1, J). Dans les deux loges ovariennes on observe du mucilage.

Vascularisation des fleurs mâles. — Fig. 1, B-D.

Chez les fleurs mâles, quatre faisceaux principaux quittent l'axe inflorescentiel et pénètrent dans la fleur. Chacun de ces faisceaux complexes est formé d'au moins trois faisceaux

tépalaires (*t*) et d'un faisceau staminal (*e*) (Fig. 1, B, C). Les deux traces carpellaires *d* peuvent provenir d'un seul faisceau principal ou de faisceaux différents. Les faisceaux *d* montent jusque dans la partie supérieure du gynécée qui ne porte pas de stigmate (Fig. 1, D ; 3, A). Chez certaines fleurs on observe aussi, en plus des deux faisceaux *d*, un faisceau carpellaire ventral *v*. Cependant la grosseur de ce faisceau est inférieure à celle des faisceaux *d* et sa longueur ne dépasse pas quelques millimètres. Si on le compare aux deux autres faisceaux carpellaires, il a toutes les caractéristiques d'un faisceau rudimentaire. Les tépales des fleurs mâles sont beaucoup plus gros que ceux des autres types de fleur, même s'ils sont, eux aussi, innervés par trois faisceaux (Fig. 1, D).

VASCULARISATION DES FLEURS STÉRILES. — Fig. 1, E-G.

Quatre faisceaux principaux pénètrent généralement dans les fleurs stériles du centre (Fig. 1, E). Chacun d'eux donnera, à la base du niveau d'insertion des pièces périanthaires, un faisceau carpellaire et trois faisceaux tépalaires (Fig. 1, F). Comme dans les fleurs femelles, on trouve deux faisceaux *d* et deux faisceaux *v* qui poursuivent leur course jusque dans la partie supérieure du gynécée (Fig. 1, G). Les tépales des fleurs stériles sont beaucoup plus petits que ceux des fleurs mâles.

On observe des idioblastes à oursins et à raphides dans toutes les pièces florales des différents types de fleurs, sauf dans le gynécée des fleurs stériles où il ne semble pas y avoir de raphides.

Les cellules parenchymateuses des trois types de fleurs renferment des amyloplastes. La concentration en amyloplastes est cependant beaucoup plus forte dans les fleurs mâles que dans les autres types. Notons cependant qu'au moment où les stigmates des fleurs femelles sont réceptifs, les fleurs mâles ne sont pas encore ouvertes.

DISCUSSION ET CONCLUSION

La morphologie de la fleur de *Zamioculcas* soulève plusieurs points intéressants en ce qui concerne l'homologie des organes.

Il est évident, d'après l'organisation vasculaire, que les organes au centre des fleurs mâles représentent des gynécées stériles (Fig. 2, A, B). Il s'agit là de deux organes homologues ; c'est-à-dire qu'ils présentent entre eux une équivalence structurale. Chez *Zamioculcas*, il n'est nullement nécessaire de faire référence à la phylogénie pour déterminer l'homologie entre les organes femelles fertiles et stériles. Aussi le concept d'homologie fondé sur une similarité structurale nous apparaît-il plus adéquat que celui fondé sur la phylogénie (SATTLER, 1984).

L'autre point concerne le nombre de faisceaux dans les gynécées stériles. CARLQUIST (1969) soutient que l'organisation vasculaire est une composante secondaire à la structure de la

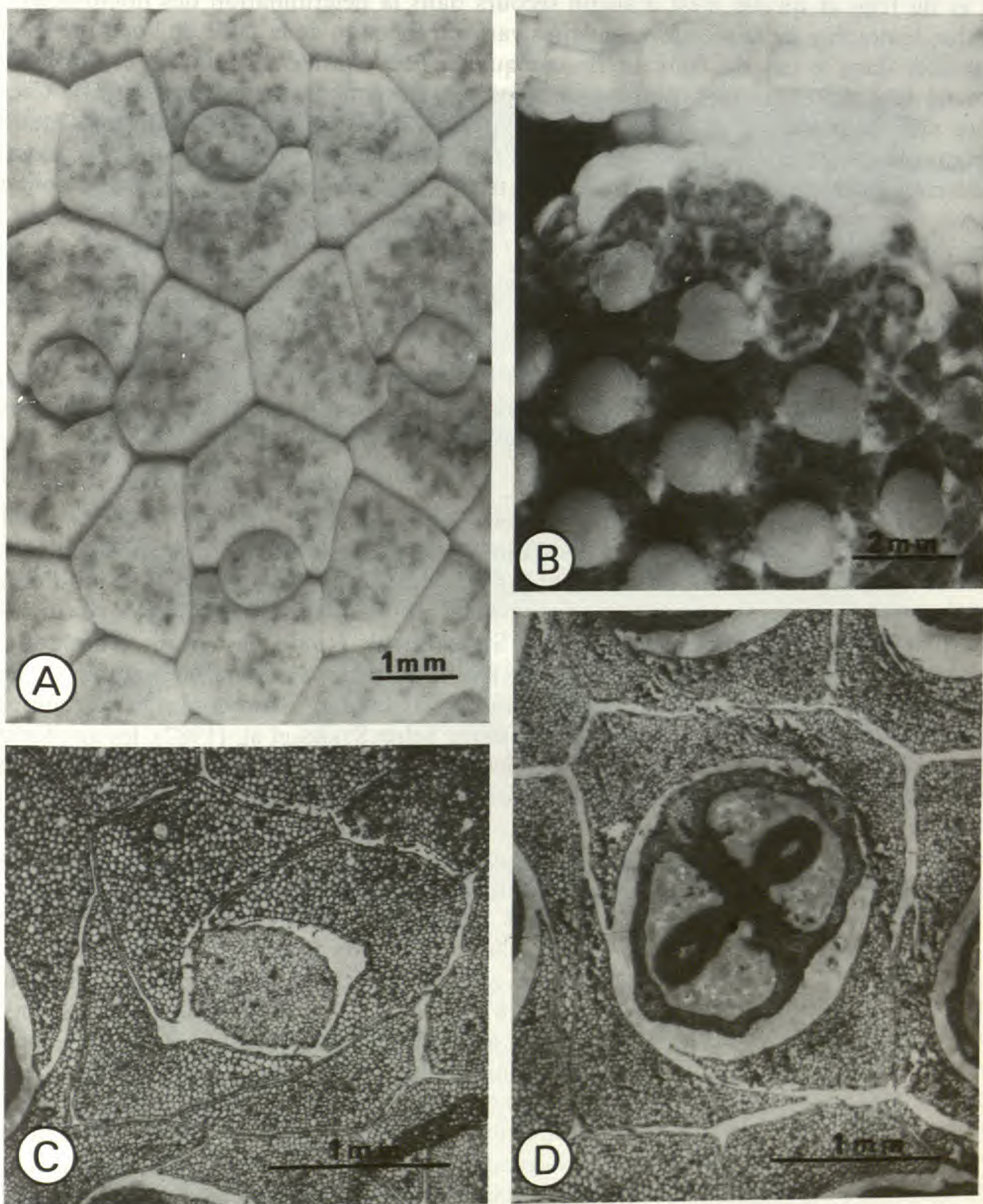


Fig. 2. — **Zamioculcas zamiifolia** : **A**, fleurs mâles; **B**, fleurs femelles et stériles; **C**, coupe transversale d'une fleur stérile; **D**, coupe transversale d'une fleur femelle.

fleur et du fruit et qu'elle n'est d'aucun secours dans la détermination des homologies, car, selon lui, le nombre de faisceaux vasculaires varie en fonction de la taille de l'organe. Il a déjà été montré dans le cas du fruit de *Prunus* que, si l'on considère la nature et l'origine des faisceaux vasculaires, cette hypothèse ne tient pas (Barabé & Labrecque, 1984). Ceci est encore vrai pour *Zamioculcas*. En effet, les gynécées stériles des fleurs centrales qui sont pourtant plus petits que ceux des fleurs mâles sont vascularisés par quatre faisceaux alors que ces derniers en reçoivent deux. De plus, les tépales des différents types de fleurs sont tous innervés par trois faisceaux même si ceux des fleurs mâles sont presque deux fois plus volumineux que les autres (Fig. 1).

Les gynécées stériles

Quelle est la fonction des gynécées stériles dans les fleurs mâles? S'agit-il d'organes rudimentaires, dénués de fonction, ou d'organes stériles remplissant une autre fonction que la protection des ovules?

Ainsi que nous l'avons vu précédemment, les cellules parenchymateuses des tépales et des gynécées stériles des fleurs mâles contiennent des amyloplastes (Fig. 3, B). Ces cellules possèdent les caractéristiques des cellules d'osmophores que l'on rencontre, entre autres, chez certaines Orchidées (Stern et al., 1987) et Aracées (Meeuse et al., 1984). Il s'agit d'organes spécialisés sécrétant des huiles volatiles à base de terpènes qui attirent les insectes (Fahn 1979). Chez *Stanhopea*, une orchidée étudiée par Stern et al. (1987), les grains d'amidon sont présents du stade de bourgeon floral jusqu'à l'anthèse. Après l'anthèse, le nombre de grains d'amidon diminue brusquement; cette diminution du nombre d'amyloplastes s'accompagne d'une réduction sensible du volume du cytoplasme. Selon Stern et al. (1987), les amyloplastes présents dans les tissus de l'osmophore agiraient comme source de carbone et d'énergie, sous forme d'amidon, pour la synthèse de parfums, qui représente une période d'activité métabolique intense (Curry, 1987). C'est aussi l'interprétation de Meeuse et al. (1984) qui ont étudié le rôle des organes stériles dans l'inflorescence de *Sauromatum*. D'après la description qu'ils en donnent, ces organes correspondent à des osmophores. Il est donc fort probable que les tépales et les gynécées stériles des fleurs mâles fonctionnent comme des osmophores.

Nous trouvons aussi ce type de cellules dans les tissus des fleurs femelles et stériles, mais à un degré moindre. Sur l'inflorescence étudiée, les fleurs femelles étaient réceptives alors que les fleurs mâles n'étaient pas encore parvenues à l'anthèse. Etant donné que nous n'avons pas analysé d'inflorescences à différents stades de développement nous ne pouvons, pour le moment, que formuler deux hypothèses. Premièrement, on peut penser que les fleurs femelles et stériles renferment peu de cellules typiques des osmophores et que ce sont les fleurs mâles qui ont comme principale fonction la production de substances volatiles. Deuxièmement, il est possible que les pièces des fleurs femelles agissent aussi comme des osmophores mais que, aux stades où les coupes ont été réalisées, la quantité d'amyloplastes avait considérablement diminué, suite à une activité métabolique intense. Pour solutionner ce problème, il s'avère nécessaire d'étudier l'anatomie florale à différents stades de développement. Mais, chose certaine, au moment où le stigmate est réceptif la quantité d'amyloplastes dans les fleurs femelles est très faible. Ce sont probablement les fleurs mâles qui dégagent alors des odeurs et attirent les insectes.

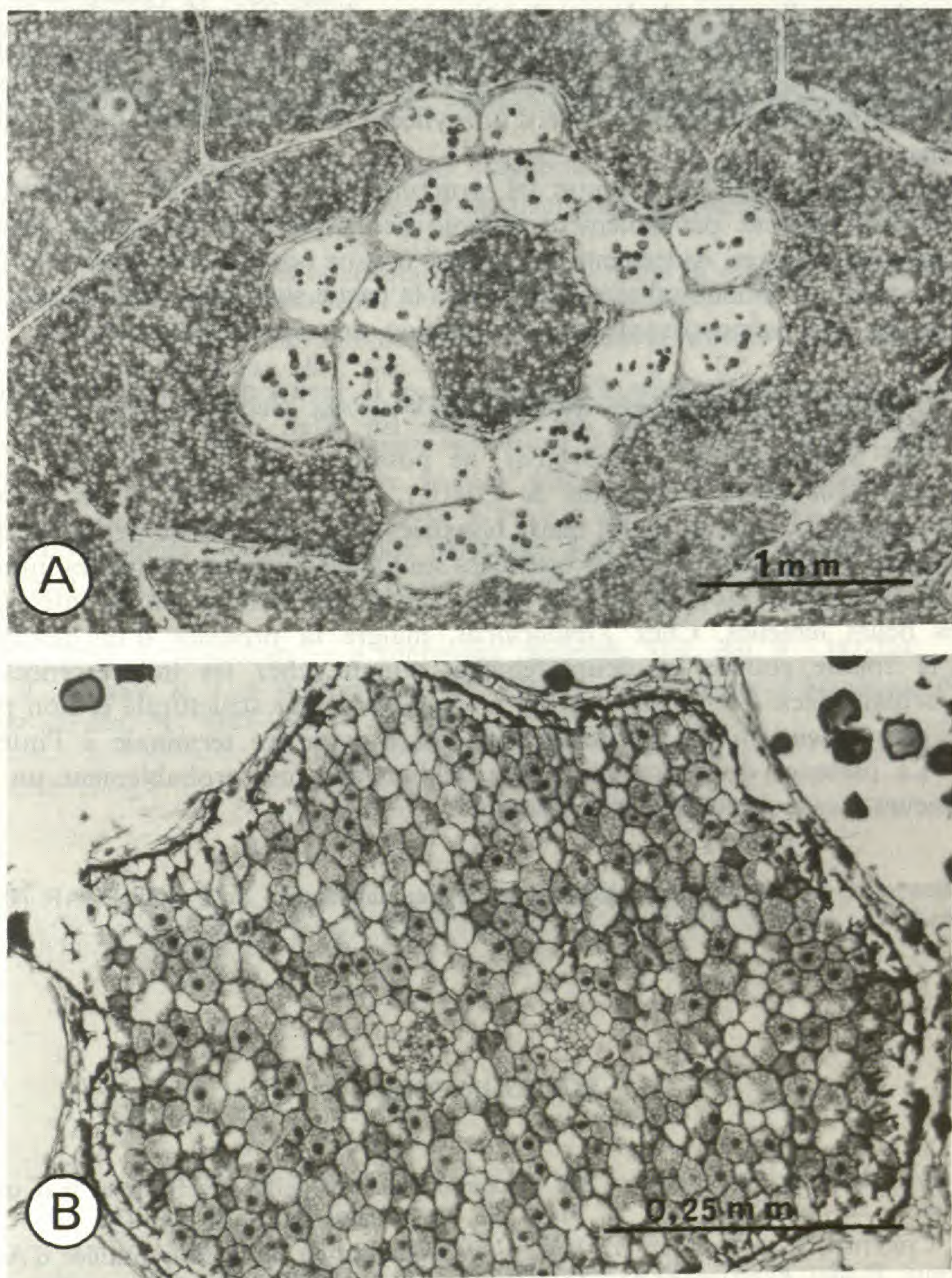


Fig. 3. — **Zamioculcas zamiifolia** : **A**, coupe transversale d'une fleur mâle passant au niveau des sacs polliniques; **B**, coupe transversale d'un gynécée stérile dans une fleur mâle; les cellules parenchymateuses contiennent des amyloplastes.

Dans les gynécées stériles des fleurs mâles, qui sont en réalité des osmophores, il y a eu au cours de l'évolution une substitution fonctionnelle : le passage d'une fonction de reproduction à une fonction d'attraction. Cette substitution fonctionnelle s'accompagne de modifications structurales : absence d'ovules, de loges, de stigmates, diminution du nombre de faisceaux carpellaires, modification de la forme du gynécée dans la partie supérieure et du contenu des cellules parenchymateuses. Seul l'emplacement de cette structure, à la place du gynécée, et son organisation vasculaire homologue à celle d'un gynécée, nous rappellent qu'il s'agit là d'un gynécée stérile.

Cependant, chez *Zamioculcas*, toutes les structures florales (tépales, étamines, gynécées fertiles et stériles) agissent probablement comme des osphophores puisque leurs cellules renferment des amyloplastes. Autrement dit, chaque organe possède sa fonction reproductrice initiale avec en plus une fonction d'attraction. Mais la partie supérieure de l'inflorescence joue probablement un rôle prépondérant dans l'attraction des agents pollinisateurs.

D'un point de vue typologique, l'inflorescence et la forme de la spathe représentent un stade intermédiaire dans l'ensemble des Aracées. En effet, chez les Aracées, les fleurs unisexuées, sauf *Stylochiton* et *Zamioculcas*, ne possèdent pas de périanthe. Il y a une association statistique positive (BARABÉ & FORGET, 1987), entre les fleurs unisexuées et l'absence de périanthe d'un côté et les fleurs bisexuées et la présence de périanthe de l'autre. Généralement, les inflorescences à fleurs bisexuées sont à découvert alors que les inflorescences à fleurs unisexuées sont entourées par la spathe, au moins dans la partie inférieure où se trouvent les fleurs femelles. Chez *Zamioculcas*, malgré la présence d'un périanthe bien développé, la spathe couvre les fleurs femelles comme chez les inflorescences à fleurs unisexuées, achlamydées. Cette comparaison n'a qu'une valeur structurale et non phylogénique, car le genre *Zamioculcas* représente une lignée évolutive terminale à l'intérieur des *Pothoideae*. La présence de fleurs unisexuées achlamydées est probablement un caractère apparu plusieurs fois à l'intérieur des *Araceae*.

REMERCIEMENTS : Ce travail a été réalisé grâce à une subvention du Fonds FCAR (Province de Québec, Canada).

BIBLIOGRAPHIE

BARABÉ, D. & LABRECQUE, M., 1984. — Sur la relation entre la taille des fruits et leur organisation vasculaire : cas des Prunus. *C. R. Acad. Sc. Paris*, Série III, 298 : 427-432.

BARABÉ, D., CHRÉTIEN, L. & FORGET, S., 1986. — Vascularisation de la fleur pistillée d'Anchomanes difformis. *Feddes Repertorium* 97 : 831-835.

BARABÉ, D., CHRÉTIEN, L. & FORGET, S., 1987*a*. — On the pseudomonomerous gynoecia of the Araceae. *Phytomorphology* 37 : 139-143.

BARABÉ, D. & FORGET, S., 1987. — The pseudomonomerous gynoecia in Araceae (Angiospermae). *In* : *Abstracts of the general lectures, symposium papers and posters*, p. 313, *XIV[th] International botanical congress*, Berlin.

BARABÉ, D., FORGET, S. & CHRÉTIEN, L., 1987*b*. — Organogénèse de la fleur de Symplocarpus foetidus (Araceae). *Can. J. Bot.* 65 : 446-455.

CARLQUIST, S., 1969. — Toward acceptable evolutionary interpretations of floral anatomy. *Phytomorphology* 19 : 332-362.

CURRY, K, J., 1987. — Initiation of terpenoid synthesis in osmophores of Stanhopea anfracta (Orchidaceae) : a cytochemical study. *Amer. J. Bot.* 74 : 1332-1338.

EYDE, R. H., NICOLSON, D. H. & SHERWIN, P., 1967. — A survey of floral anatomy in Araceae. *Amer. J. Bot.* 54 : 478-497.

FAHN, A., 1979. — *Secretory tissues in plants.* Academic Press, London, 302 p.

FRENCH, J. C., 1985*a*. — Patterns of endothecial wall thickenings in Araceae : subfamilies Pothoideae and Monsteroideae. *Amer. J. Bot.* 72 : 472-486.

FRENCH, J. C., 1985*b*. — Patterns of endothecial wall thickenings in Araceae : subfamilies Calloideae, Lasioideae, and Philodendroideae. *Bot. Gaz.* 146 : 521-533.

FRENCH, J. C., 1986*a*. — Patterns of entothecial wall thickenings in Araceae : subfamilies Colocasioideae, Aroideae, and Pistioideae. *Bot. Gaz.* 147 : 166-179.

FRENCH, J. C., 1986*b*. — Ovular vasculature in Araceae. *Bot. Gaz.* 147 : 478-495.

FRENCH, J. C., 1986*c*. — Patterns of stamen vasculature in the Araceae. *Amer. J. Bot.* 73 : 434-449.

HOTTA, H., 1971. — Study of the family Araceae, general remarks. *Jap. Journ. Bot.* 20 : 269-310.

MEEUSE, B. J. D., SCHNEIDER, E. L., HESS, G. M. & PATT, J. M., 1984. — Activation and possible role of the « Food-Bodies » of Sauromatum (Araceae). *Acta Bot. Neerl.* 33 : 483-496.

NICOLSON, D. H., 1982. — Translation of Engler's classification of Araceae with updating. *Aroideana* 5 : 67-88.

SATTLER, R., 1984. — Homology — a continuing challenge. *Syst. Bot.* 9 : 382-394.

STERN, W. L., CURRY, K. J. & PRIDGEON, A. M., 1987. — Osmophores of Stanhopea (Orchidaceae). *Amer. J. Bot.* 74 : 1323-1331.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4ᵉ sér., **10**, 1988,
section B, *Adansonia*, n° 4 : 421-433.

Contribution à l'étude de l'environnement, de la phénologie et de la caryologie d'*Aristida kerstingii* Pilger, graminée ouest-africaine

P. J. L. Bourreil, J. Viano & M. Popoff

Résumé : *Aristida kerstingii* est une thérophyte psammophile dont l'aire de répartition s'échelonne du Sénégal au Cameroun dans le domaine phytogéographique soudanien de la région soudano-zambézienne et dans l'étage bioclimatique tropical chaud (sous étage accentué). Elle fait essentiellement partie de la strate herbacée de savanes fréquemment peuplées d'Acacias et d'autres arbres (surtout des *Combretum, Terminalia* et *Sclerocarya*) ou de forêts claires à *Monotes* ou à *Terminalia* ou encore à *Isoberlinia*, déboisées et transformées en savanes claires. Le nombre chromosomique d'*Aristida kerstingii*, $2n = 2x = 22$, est confirmé pour 6 stations du NE du Nigeria et il est caractéristique du genre *Aristida*.

Summary : *Aristida kerstingii* is a therophytic psammophile whose occurence extends from Senegal to Cameroun within the Sudano-Zambezian region of the Sudanese phytogeographical domain as well as in the hot tropical bioclimatic zone (a pronounced subzone). It essentially fits into either the herbaceous stratum of the woody savannah, often made up of Acacias and other genus (especially, *Combretum, Terminalia* and *Sclerocarya*), or deforested regions transformed into savannahs with *Monotes* or *Terminalia* or *Isoberlinia*. The chromosome number of $2n = 2x = 22$, determined from specimens from 6 localities in NE Nigeria, is also characteristic of the genus *Aristida*.

Pierre J. L. Bourreil et Josette Viano, Laboratoire de Systématique, Ecophytochimie Générale et des Protéines, Université d'Aix-Marseille III, Faculté des Sciences et Techniques de St-Jérôme, 13397 Marseille Cedex 13, France.
Michel Popoff, Laboratoire de Géologie dynamique et de Pétrologie de la Surface, U.A. CNRS 132, Université d'Aix-Marseille III, Faculté des Sciences et Techniques de St-Jérôme, 13397 Marseille Cedex 13, France.

INTRODUCTION

Dans la section *Arthratherum* du genre *Aristida, A. kerstingii* se différencie des espèces africaines à callus bifide (*A. dasydesmis, A. diffusa, A. engleri, A. meridionalis, A. spectabilis, A. stipoides, A. vestita*) par ses glumes subfiliformes, son callus profondément échancré et sa colonne lemmaire longue, très tortillée et à trichome séricé ascendant.

Dans ce groupe de 8 espèces auparavant décrites par Henrard (1926-1929 ; 1932 ; 1933), il s'isole avec *A. stipoides* par son aire de répartition localisée en Afrique tropicale boréale, contrairement aux 6 autres qui dépendent de l'hémisphère austral. Nous nous proposons ici de

donner un aperçu de la chorologie, de l'environnement bioclimatique, phytogéographique et phytosociologique, de la phénologie et de la caryologie de cette espèce très caractéristique de la strate herbacée des formations végétales de l'Afrique de l'Ouest, en zone tropicale.

CHOROLOGIE DE L'ESPÈCE

L'énumération des stations suit la numérotation indiquée sur la figure 1. Outre celles du matériel d'herbier, sont indiquées les références mentionnées dans les travaux de HEPPER *in* HUTCHINSON & DALZIEL (1972), ABERLIN (1986), BOUDET & LEBRUN (1986). Les astérisques concernent les références relevées dans Flora of West Tropical Africa. Pour les stations qui n'ont pu être localisées, les numéros figurent entre parenthèses.

SÉNÉGAL

1. *Heudelot 306* (P), environs de Bakel, dans les lieux secs (août, sept.).
2. *Fotius 126a* (P), entre Namari et Belel, groupement à *Andropogon gayanus* (août).
3. *Adam 2417* (P), Kaolak (déc.).
4. *Chevalier 28459* (P), Kaolak (nov.).
5. *Berhaut 2811* (P), Koungheul (janv.).
6. *Berhaut 4586* (P), bassin de la Gambie (janv.).
7. *Fotius 126* (P), Lotoké (oct.).

8*. *Adam 18571* (P), Vélingara (oct.).
(9)*. *Raynal 7724 & 7727* (P), Ndioridi (oct.).

GUINÉE

12*. *Adames 312*, Gali (juil.).
13*. *Jaeger 4900*, Dabola (sept.).

MALI

14. *Aberlin s.n.*, NE de Katibougou (oct.); d'après ABERLIN (1986).
14a. *Aberlin 1212*, Koulikoro; d'après BOUDET & LEBRUN (1986).
15. *Demange 3010* (P), Sikasso, réserve de Farako, piste vers les chutes (oct.).
15a. *Boudet 6059*, Yanfolia.
15b. *Ellenberger 274* (P), 2 km S de Ouarsada, savane arborée sur plateau à gravillons (oct.).

CÔTE D'IVOIRE

16. *Oldeman 288* (P), *De Wilde 785* (P), Parc National de Bouna, Téhini (août).
17. *Boudet 3315* (P), Madinani, forêt claire (oct.).
18. *Boudet 3093* (P), Kong (oct.).
19*. *Aké Assi 6517* (P), Bouna (sept.).
20*. *Rose Innes GC 31548*, entre Bouna et Bondoukou (oct.).
21*. *Rose Innes GC 31544*, entre Bouna et Batie (oct.).

BURKINA FASSO

(23). *Bille 2835* (P), Soukoui, plateau gravillonnaire (oct.).
24. *Chevalier 24760* (P), entre Ouagadougou et Ouahigouya (août).
26*. *Rose Innes GC 31494*, entre Léo et Ouessa (oct.).
(27*). *Scholz 38a*, Kouendi (juil.).
(28*). *Scholz 38b*, Doutié (sept.).

GHANA

29*. *Rose Innes GC 30446*, entre Kete Krachi et Yendi (sept.).
30*. *Rose Innes GC 30933* (P), entre Kete Krachi et Yendi (oct.).
31*. *Ankrah 20413*, Bimbila (oct.).
32*. *Baldwin 13558*, Tamale (oct.).
33*. *Rose Innes GC 30652*, entre Bole et Bamboi (oct.).
34*. *Rose Innes GC 31451*, entre Bawku et Bolgatanga (oct.).

TOGO

35*. *Rose Innes GC 31430*, entre Sansanné Mango et Dapango (oct.).
36. *Bille 27* (P), Dapango, sur jachère (oct.).
37*. *Rose Innes GC 31399*, entre Lama Kara et Sokode (oct.).
38. *Bille 57* (P), Nassablé, plateau granitique (oct.).

BENIN

39. *Risopoulos 1254* (P), Boukombe, sur vieille jachère (nov.).

NIGER

40. *Boudet 5211* (P), 2 km N de Banikoubeye, terrasse inférieure (oct.).
41. *Boudet 5115* (P), Sud de Bengou, terrasse basse sableuse (oct.).
42. *Boudet 5089* (P), Ourountoua, sud de Bengou, terrasse basse sableuse (oct.).
43. *Boudet 5533* (P), à 3 km de Bouné, sur sable (nov.).

NIGERIA

46. *Barter* (P, GE), Jebba.
47. *Popoff 80.0* (M), Kaltungo (nov.).
48*. *Hepper 1056*, Jos (oct.).
49*. *Kennedy FHI 7285*, Yola (sept.).
50*. *Johnston N41*, Maiduguri (oct.).
51. *Popoff 80.1* (M), Yuli (déc.).
52. *Popoff 80.2* (M), Campani Zurak (déc.).
53. *Popoff 83.1* (M), Kamo (févr.).
54. *Popoff 80.3* (M), SW Tula (nov.).
55. *Popoff 80.4* (M), Wuyo (nov.).
56. *Popoff 80.5* (M), Sabon Gari (déc.).
(57*). *Keay FHI 5493*, Anara F.R. (oct.).

CAMEROUN

58. *Letouzey 6338* (P), près de Laf, à 40 km SSW de Maroua (août).
59. *Ruaciahunciu 4* (P), Garoua (oct.).
60. *Malzy 177* (P), Tinguelin (août).
61. *Meurillon CNAD 1380* (P), Garoua (août).
62. *Piot 211* (P), Ngaoundéré, à 50 km S Garoua (oct.).
63. *Koechlin 7321* (P), entre Poli et Garoua (oct.).
64. *Koechlin 7285* (P), entre Ngaoundéré et Poli, sur sable (oct.).
65. *Piot 186* (P), Bel Elan, à 150 km N Ngaoundéré, savane arborée (oct.).
(66). *Bokinahe Ntirivanunda BRNT 008* (P), à 3 km de Tcheboa, savane arbustive sur sol argilo-sablonneux (oct.).
67. *Fotius 2239* (P), entre Diatoumi et Diourbey, sur bas de pente, dans la formation à *Loudetia simplex* et *L. togoensis* (oct.).
68. *Koechlin 7360* (P), entre Garoua et les Kapsiki, savane (oct.).

SOCIOLOGIE DE L'ESPÈCE

Aristida kerstingii est une thérophyte psammophile dont l'aire géographique, inféodée à l'étage bioclimatique tropical chaud, s'échelonne du Sénégal au Cameroun. Sa distribution correspond au domaine soudanien de la région soudano-zambézienne (Fig. 1). Cette endémique ouest-africaine fait partie de la strate herbacée de grandes formations tropicales de savanes boisées ou herbeuses et de forêts claires dont la zonation en 3 ceintures parallèles correspond du nord au sud à 3 ensembles de types (KEAY, 1959) :

— *Les types 20 relativement secs non différenciés* : y prédominent les savanes boisées fréquemment peuplées d'Acacias et d'autres arbres des genres *Combretum, Terminalia, Adansonia* et *Sclerocarya*. Les savanes alluviales y sont caractérisées par de hautes herbes avec certaines espèces d'*Acacia* telles que *A. polyacantha* et *A. sieberiana*. Dans ces types, la strate graminéenne est généralement caractérisée par *Andropogon gayanus* (RATTRAY, 1960).

— *Les types 17* : ils correspondent d'une part à des forêts claires à *Monotes kerstingii* sur les pentes érodées, à *Terminalia macroptera* et *T. laxiflora* dans les dépressions argileuses mal drainées, à *Isoberlinia doka, I. dalziellii* et *Uapaca togoensis* partout ailleurs. D'autre part, ils sont caractérisés par des savanes à hautes herbes dans les larges vallées et par des bandes de forêts à feuilles persistantes en bordure des cours d'eau. Ici encore, *Andropogon gayanus* entre dans la composition de la strate graminéenne, sauf essentiellement dans la partie NE du Ghana où il est remplacé par sa variété *bisquamulatus* au niveau d'une protubérance de la ceinture à *Hyparrhenia*.

— *Les types 16 relativement humides non différenciés* : ils englobent des forêts claires et des savanes boisées à *Daniellia oliveri* et *Lophira lanceolata*, divers *Combretum* ainsi que

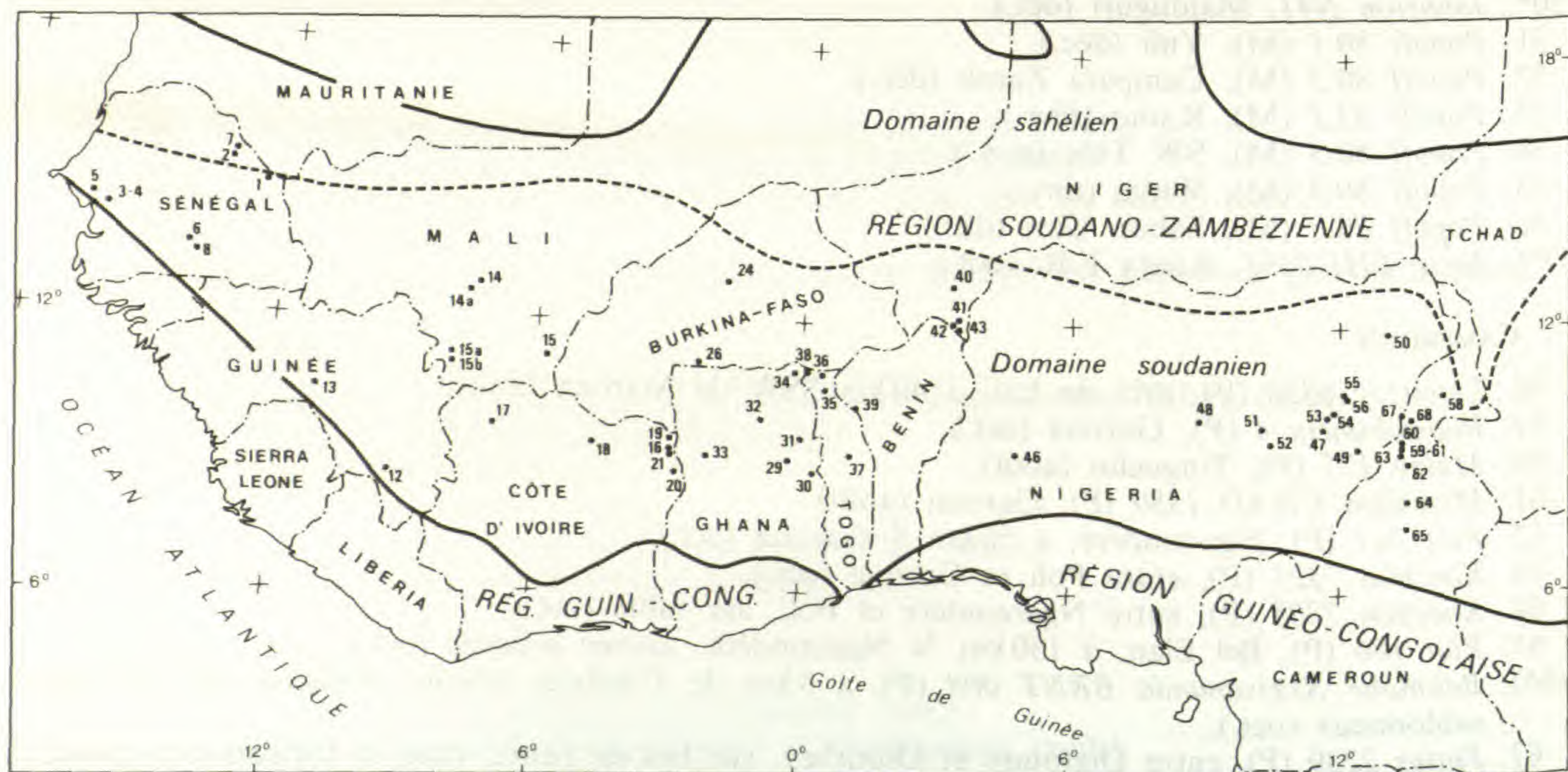


Fig. 1. — Carte de localisation des stations à **Aristida kerstingii** en Afrique de l'ouest. Les divisions phytogéographiques ont été délimitées à partir de *Kew Bull.* 29 : 223 (1974) et 30 : 143 (1975).

Piliostigma thonningii et *Annona sp.* La strate graminéenne correspond à la typique ceinture à *Hyparrhenia* qui s'étend du Sénégal à l'Afrique de l'Est.

FORMATIONS DES TYPES 20.

Exemple des stations du Mali.

Au Mali, les groupements végétaux dans lesquels pousse *A. kerstingii* peuvent être décrits à partir des travaux d'ABERLIN (1986). L'espèce existe à proximité de Katibougou (lat. N 12,55, long. W 7,33) où, en moyenne, la pluviométrie et la température sont respectivement de l'ordre de 874,3 mm et 27,5° C pour la période 1949-1983.

1. Station des monts Mandingues.

Là, avec une abondance-dominance-sociabilité de 2-1-2 [1] (relevé 109 à pente 20 % et exposition SSW), l'espèce croît sur sol squelettique à substrat gréseux dans l'association à *Parahyparrhenia perennis* et *Indigofera congolensis*. La strate herbacée graminéenne est constituée par *Brachiaria villosa, Elionurus elegans, Loudetia togoensis, Microchloa indica, Oropetium aristatum, Parahyparrhenia perennis, Schoenefeldia gracilis* et *Sporobolus pectinatus*. La strate arbustive est réduite à *Combretum glutinosum* (ABERLIN, 1984).

2. Stations des savanes secondaires.

Dans les savanes secondaires qui résultent de recolonisation de friches, *A. kerstingii* fait partie de la strate graminéenne de 2 associations :

— Association à *Diospyros mespiliformis*.

Cette association est tributaire des sols lourds à colluvions épaisses (de l'ordre du mètre). Là, avec des coefficient de 3-1-2 (relevé 136 à pente 0 %), l'espèce est tout comme *Pennisetum polystachion* (1-1-2) dominée par *Themeda triandra* (5-5-5) et *Andropogon gayanus* (4-2-3), dans la strate herbacée de plus de 2 m de hauteur et de recouvrement égal à 88 %.

La strate arbustive est représentée par 17 espèces : *Acacia seyal, Diospyros mespiliformis, Entada africana, Feretia apodanthera, Flueggea virosa, Ficus sycomorus, Gardenia ternifolia, Guiera senegalensis, Maytenus senegalensis, Piliostigma reticulatum, Saba senegalensis, Securidaca longipedunculata, Tamarindus indica, Terminalia avicenioides, Ximenia americana* et *Ziziphus mauritianus*.

La strate arborée est constituée par *Anogeissus leiocarpa, Bombax costatum, Combretum glutinosum, Pterocarpus erinaceus, Sclerocarya birrea, Sterculia setigera, Terminalia macroptera* et *Vitellaria paradoxa*.

— Association à *Swartzia madagascariensis* et *Crotalaria comosa*.

Cette association se développe sur les sols sablo-limoneux humides. Les coefficients phytocosiologiques 2-1-2 (rel. 143 à pente 0 %) et 3-1-2 (rel. 144 à pente 5 % et expos. E)

1. La signification de l'échelle des coefficients est selon ABERLIN (1986), la suivante : *Abondance* : 1 (très rare); 2 (rare); 3 (peu abondant); 4 (abondant); 5 (très abondant). *Dominance* : 1 (recouvrement très faible); 2 (de 1/20e à 1/4); 3 (de 1/4 à 1/2); 4 (de 1/2 à 3/4); 5 (> 3/4). *Sociabilité* : 1 (isolément); 2 (en groupes); 3 (en troupes); 4 (en petites colonies); 5 (en peuplement).

rendent compte d'une plus grande présence d'*A. kerstingii* par rapport aux groupements précédents.

Dans la strate herbacée de l'ordre de 2 m de hauteur et de recouvrement 80 %, figurent encore pour les 2 relevés précités, *Andropogon gayanus* (2-1-2 et 3-1-2), *Eragrostis tremula* (3-1-2 et 2-1-2) et *Schoenefeldia gracilis* (4-1-2 et 3-1-2).

La strate arbustive est représentée par *Acacia seyal, Combretum lecardii, Dichrostachys cinerea, Ficus sycomorus, Piliostigma reticulatum, Swartzia madagascariensis* et *Ziziphus mauritania*.

La strate arborée est réduite à *Terminalia macroptera*.

Exemple des stations du Nigeria.

La région du NE du Niger étudiée par l'un de nous (M. P.), est localisée entre les parallèles 9° N et 11° N au niveau des formations du type 20 de KEAY jouxtant un îlot des types

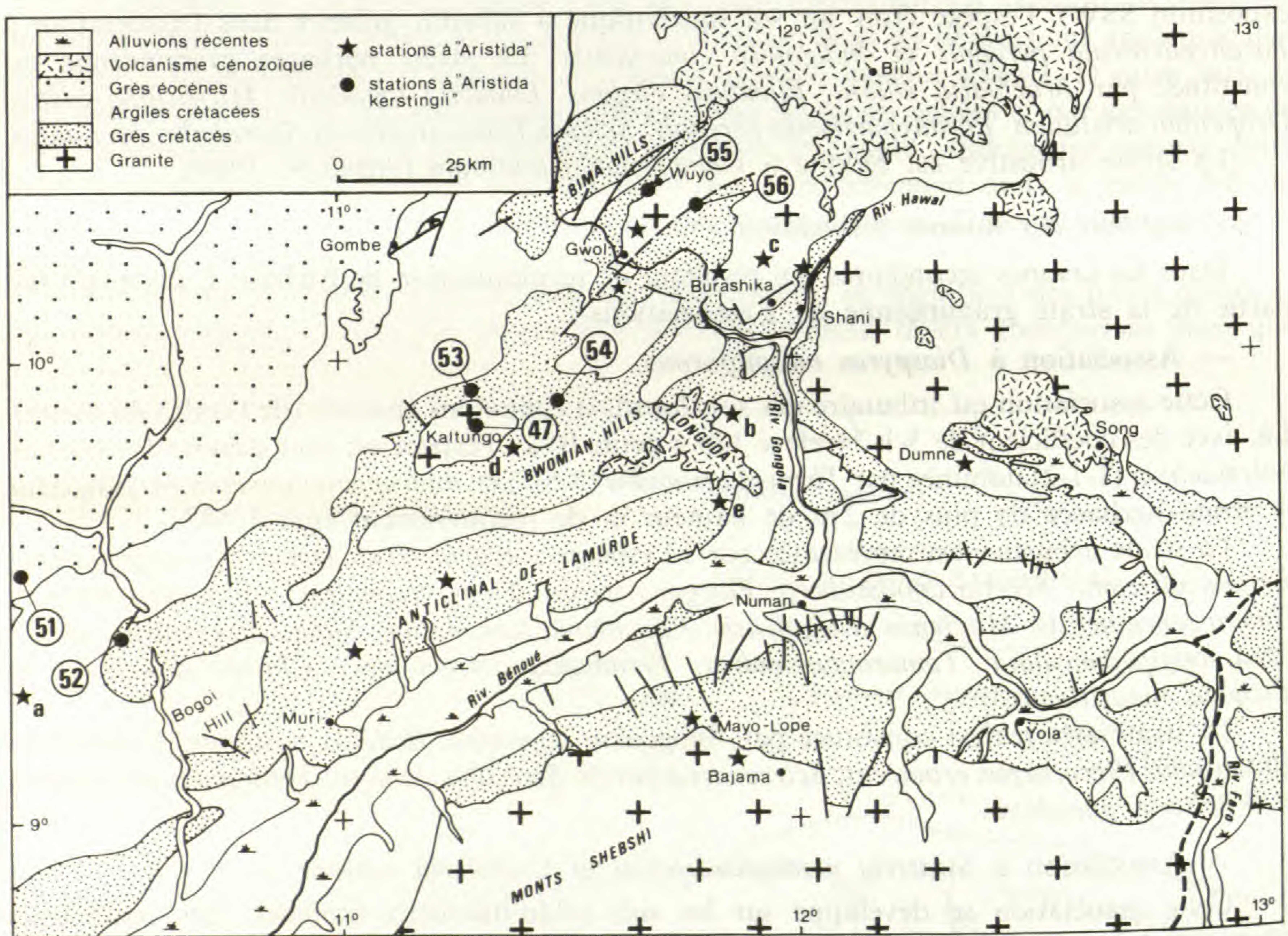


Fig. 2. — Cadre géologique simplifié du fossé de la Bénoué (NE du Nigeria) et localisation des stations à **Aristida** : *A. kerstingii* : 47 (avec *A. hordeacea*, Kaltungo), 51 (Yuli), 52 (W Campani-Zurak), 53 (Kamo), 54 (SW Tula), 55 (Wuyo), 56 (N Sabon Gari). Autres Aristideae : a (*A. adscensionis* sur sable quartzeux, très peu argileux, Ganjwa); b (*A. hordeacea* sur sol basaltique d'altération, argileux, Lamja); c (*A. adscensionis* sur sable dans 3 stations au nord de Burashika et Shani, au sein d'une savane à épineux); d (*A. adscensionis*, Tula Reme); e (*A. adscensionis* sur sol argileux, Chichila au NE de Lafia).

17, au NE, et leur ceinture, au sud. Elle englobe les terrains sédimentaires argilo-gréseux du fossé de la Bénoué et ceux du substratum granitique environnant (Fig. 2). Une longue période sèche y alterne avec une saison des pluies durant laquelle de mai-juin à septembre les précipitations moyennes totalisent de 900 à 1000 mm d'eau. La végétation est du type forêt claire sèche au sud et du type savane arborée au nord.

Cependant, la densité importante de la population et l'abondance des troupeaux nuisent au développement des végétaux et la déforestation qui s'ensuit favorise le développement des pelouses ouvertes. La forêt ne persiste que dans les zones éloignées de l'habitat ou présentant un relief très marqué.

Les aires à graminées sont localisées soit en forêt dégradée, soit dans les champs en jachère. Elles constituent des ensembles disjoints où prédominent largement les *Aristideae* [1] (Fig. 2) en contact fréquent avec *Hyparrhenia familiaris* et *Schizachyrium nodulosum* dont les tiges, les feuilles et les inflorescences prennent, à maturité, une légère teinte rougeâtre caractéristique.

La pente du terrain est, en général, nulle ou faible. Sur la roche mère constituée de grès ou de granite, l'horizon superficiel du sol est sableux, peu épais (couche souvent inférieure à 10 cm), peu évolué et il contient fréquemment une proportion en argiles inférieure à 10 %. Cela permet, malgré la très forte porosité, d'assurer aux plantes à enracinement superficiel une réserve aquifère de courte durée. L'extension méridionale des *Aristideae* et, en particulier, d'*A. kerstingii* dans le fossé de la Bénoué est limitée par l'influence océanique atlantique qui se manifeste jusqu'à la latitude 8°30′ N où l'altitude est de l'ordre de 400 m.

Formations des types 17 : Exemple du groupement H 34 à *Hyparrhenia* du Ghana (*H. chrysargyrea*, *H. subplumosa*, *H. rufa*).

Dans la protubérance de la ceinture à *Hyparrhenia* au Ghana et dans un rayon de 50 km autour de Tamale, Rattray (1960) signale la présence d'*A. kerstingii* au niveau du tapis graminéen de forêts claires déboisées par les cultivateurs et transformées en savane claire. Les autres graminées associées à cette espèce sont *Andropogon pseudapricus*, *Heteropogon contortus*, *Pennisetum pedicellatum*. *A. kerstingii* devrait même exister dans les terrains périodiquement saturés d'eau où croissent *Loudetia simplex* et *L. acuminata* [2].

APERÇU BIOCLIMATOLOGIQUE

La partie septentrionale de l'aire d'*A. kerstingii* est limitée, à l'ouest, à proximité de Kaolak (station du Sénégal) à la latitude 15°3′ N et, plus à l'est, au sud du 13^e^ parallèle N (stations les plus au nord du Mali et du Burkina Faso). Dans cette dernière zone, l'espèce en

1. Sur un relevé effectué par Popoff, le 17.II.1980, dans le sud du Niger à 60 km au SE de Dosso et 220 km au SE de Niamey (route de Maradi à Niamey), dans une formation de savane de type 20, sur sable et gravillons ferrugineux (latérite démantelée), figurent les espèces *Aristida adscensionis*, *Ctenium newtonii* et *Eragrostis tremula*.

2. Rappelons que Fotius a récolté cette espèce sur bas de pente au Cameroun, dans la formation à *Loudetia simplex* et *L. togoensis* (cf. n° 67).





Fig. 3. — **1**, strate herbacée à **Aristida kerstingii** dans la savane à épineux (*Acacia sp.*) des environs de Kaltungo (NE Nigeria). On note la dégradation du tapis végétal par le surpâturage ; **2**, gros plan sur *A. kerstingii* : remarquer les panicules spiciformes dont la plupart des diaspores ont été emportées par le vent (st. 47, Kaltungo, février 1983).

limite d'aire se développe dans la frange apicale du sous-étage accentué de l'étage bioclimatique tropical chaud au point que, certaines années, ses stations ne bénéficient que du régime de précipitations du type subdésertique atténué (3 m, 10 j < saison des pluies < 5 m, 10 j). Grosso modo, la limite septentrionale de l'espèce reste en deçà de l'isohyète des 508 mm. Les trois quarts des stations à *A. kerstingii* sont localisées entre cet isohyète et celui de 1016 mm (GOODAL & DARBY, 1940). Le quart restant qui concerne le Ghana, la Côte d'Ivoire, la Guinée et le Sénégal ne doit pas atteindre au sud celui de 2032 mm.

Pour la limite méridionale de l'aire de l'espèce, à 200 km au NE de la station 12 (Fig. 1), celle de Kankan, en Guinée, reçoit 1575 mm de précipitations moyennes annuelles échelonnées sur 7 mois [1].

Cette esquisse permet de supposer qu'*A. kerstingii* se développe dans un environnement recevant au minimum 500 et au maximum 1500 mm de précipitations moyennes annuelles. Son optimum devrait correspondre à l'intervalle limité par les isohyètes 900 et 1000 mm, dans l'étage bioclimatique tropical chaud (sous étage accentué) [2].

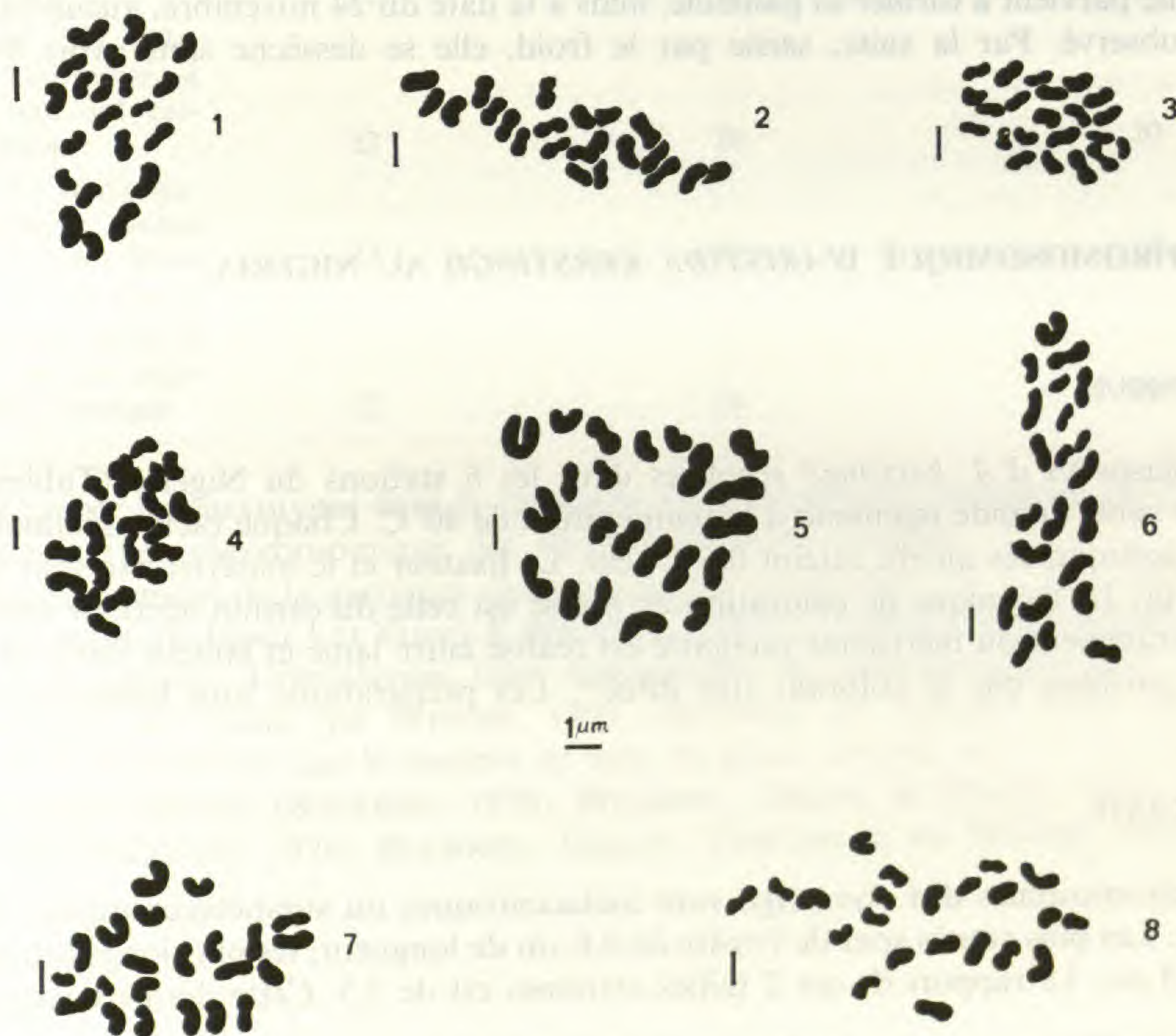


Fig. 4. — Dessins à la chambre claire de prométaphases et métaphases de méristème de racines séminales d'**Aristida kerstingii**, montrant la garniture diploide 2 n = 22 chromosome : 1, station de Kaltungo ; 2-4, station de Yuli ; 5, station de Kamo ; 6, station au SW de Tula ; 7, station au N de Sabon Gari ; 8, station de Wuyo.

1. D'après la carte Michelin (1983) pour l'Afrique du Nord et de l'Ouest.
2. Les températures sont toujours positives et la moyenne du mois le plus froid est > 15° C.

PHÉNOLOGIE

La germination d'*A. kerstingii* commence quelques jours après les premières pluies, en mai-juin. Cette espèce boucle son biocycle en 5 mois. Arrivées à maturité, les diaspores sont disséminées par les animaux ou par le fort vent du Nord (Harmattan) à partir du mois d'octobre et jusqu'en février-mars, période des feux de brousse qui vont anéantir l'essentiel de la strate herbacée desséchée, notamment les plants des espèces de haute taille.

A. kerstingii qui mesure de 50 à 70 cm de hauteur n'échappe pas à l'incinération. Cependant, le corps lemmaire de ses diaspores souvent essaimées sur le sol est suffisamment épais pour protéger les caryopses de la cuisson et permettre la perpétuation de l'espèce. Nous avons eu l'occasion d'observer son comportement en culture sous serre plastique, sur substrat marneux dans des excavations garnies de sable [1]. Semée en début juin 1982, tout comme *A. stipoides*, elle parvient à former sa panicule, mais à la date du 24 novembre, aucun caryopse ne peut être observé. Par la suite, saisie par le froid, elle se dessèche sans avoir bouclé son biocycle [2].

ÉTUDE CHROMOSOMIQUE D'*ARISTIDA KERSTINGII* AU NIGERIA

TECHNIQUE

Les diaspores d'*A. kerstingii* récoltées dans les 6 stations du Nigeria (Tableau 1) sont semées sur sable humide maintenu à la température de 40° C. Chaque racine séminale est fixée à l'alcool acétique dès qu'elle atteint 0,5 à 2 cm. Le fixateur et le matériel fixé sont stockés au réfrigérateur. La technique de coloration en masse est celle du carmin acétique chauffé à feu doux. L'écrasement du méristème racinaire est réalisé entre lame et lamelle dans un milieu de montage constitué par le colorant très dilué [3]. Les préparations sont lutées au vernis.

RÉSULTATS

Les chromosomes d'*A. kerstingii* sont métacentriques ou submétacentriques. Leur taille est réduite. Les plus courts sont de l'ordre de 0,8 µm de longueur, les plus longs atteignent tout au plus 2,8 µm. Le rapport de ces 2 tailles extrêmes est de 3,5. Cette dernière caractéristique

1. Cultures effectuées au jardin botanique de la Faculté des Sciences et Techniques de Saint-Jérôme.
2. Les températures minimales moyennes d'octobre sont de l'ordre de 6° C, tandis qu'à Jos, non loin de l'aire prospectée par POPOFF, elles sont estimées à 16° C. *A. stipoides* a un comportement semblable sous serre non chauffée. Cependant, les *Aristideae* ne réagissent pas tous de la même manière : *A. adscensionis, A. contorta, A. funiculata, A. meccana, A. mutabilis, A. rhiniochloa, A. tunetana* (BOURREIL, 1969), synonyme de *A. congesta* d'après Fl. Trop. East Africa, *Stipagrostis ciliata* (BOURREIL, VIANO, NÈGRE & LEMORDANT, 1987) produisent des caryopses en culture à St-Jérôme.
3. L'exploitation des écrasements n'a été réalisable que pour 75 % des racines fixées.

TABLEAU 1 : Nombre chromosomique de méristèmes racinaires d'*Aristida kerstingii* au Nigeria.

ORIGINE DU MATÉRIEL	NOMBRE CHROMOSOMIQUE (2 n)	NOMBRE DE MÉTAPHASES (OU PROMÉTAPHASES) À DÉNOMBREMENT EFFECTUÉ AVEC CERTITUDE	NOMBRE D'ÉCRASEMENTS VALABLES RÉALISÉS
1. *Lignée 47* : Kaltungo, savane à épineux clairsemés dur sol argilo-calcaire sableux	22	5	12
2. *Lignée 51* : Yuli, savane claire arborée sur sable argileux rouge	22	17	10
3. *Lignée 53* : Kamo, sable argileux	22	8	11
4. *Lignée 54* : SW Tula, savane clairsemée à épineux sur sol calcaro-argileux	22	10	20
5. *Lignée 55* : Wuyo, savane arborée, arène granitique, alt. 280 m	22	10	12
6. *Lignée 56* : N Sabon Gari, savane dense à épineux sur sol argilo-sableux, orangée	22	10	14

permet de ranger les caryotypes dans la catégorie des asymétriques (STEBBINS, 1952) à laquelle se rapporte le type chromosomique des espèces du genre *Aristida*.

Le dénombrement de la garniture chromosomique somatique 2 n = 22 a été effectué 60 fois avec certitude (Tableau 1 et VIANO & BOURREIL, 1987). Ce résultat porte à 8 le nombre des espèces de la section *Arthratherum* (une quarantaine de représentants) dont le nombre chromosomique est connu (DE WINTER, 1965; BOURREIL & TROUIN, 1970; BOURREIL & GESLOT, 1971). Il confirme que le nombre de base du genre *Aristida* est $x = 11$, comme l'ont montré d'autres travaux (BOURREIL, 1970; BOURREIL, GESLOT & GILLET, 1971; BOURREIL, RICHARD & GHIGLIONE, 1974; BOURREIL, GESLOT, GORLIER & DE WINTER, 1972).

CONCLUSION

Aristida kerstingii est une graminée endémique ouest-africaine dont l'aire de répartition s'échelonne, du Sénégal au Cameroun, dans le domaine soudanien de la région soudano-zambézienne.

Il est, pour l'essentiel, un représentant psammophile de la strate herbacée de 2 grandes

formations tropicales qui correspondent aux types 20 de savanes et 17 de savanes et forêts claires de la classification de KEAY (1959).

Au Mali Central, il entre dans la composition floristique de 3 associations des milieux secs. Ici le terme de milieu sec est opposable à milieu humide. ABERLIN entend par milieu humide les cordons ripicoles de marigots, les mares, les savanes inondables, les berges du Niger touchées par les débordements du fleuve. Il ne faut pas oublier que si les milieux secs ne reçoivent pas de précipitation pendant 7 mois de l'année, ils sont très humides, durant la saison des pluies, puisqu'ils reçoivent près de 900 mm de précipitations moyennes.

Accomplissant son biocycle en quelques 5 mois (de mai-juin à octobre inclus), cette espèce est une thérophyte de l'étage bioclimatique tropical chaud sous étage accentué, dont l'optimum de développement doit correspondre à des précipitations moyennes annuelles de l'ordre de 900 à 1000 mm. Les bornes extrêmes nécessaires ou suffisantes à la croissance sont estimées à 500-1500 mm.

Son nombre chromosomique, $2n = 22$, est tout à fait en conformité avec le nombre de base $x = 11$, caractéristique du genre *Aristida* pour lequel le caryotype est généralement du type asymétrique.

REMERCIEMENTS : Les auteurs remercient vivement le Dr J. P. LEBRUN de l'Institut d'élevage et de médecine vétérinaire des Pays Tropicaux (94704 Maisons-Alfort Cédex, France), qui leur a fourni les coordonnées d'une dizaine de stations à *Aristida kerstingii*, en Côte d'Ivoire, au Niger, au Mali, au Sénégal et au Togo ainsi que la détermination de *Schizachyrium nodulosum*.

BIBLIOGRAPHIE

ABERLIN, J. P., 1984. — *Premières recherches phytosociologiques à Katibougou (Mali)*. Thèse de 3e cycle (écologie), Fac. Sc. & Techn. St.-Jérôme, Marseille, 140 p.

ABERLIN, J. P., 1986. — *Recherches phytosociologiques et phytogéographiques au Mali central*. Thèse de Doctorat d'Etat, Fac. Sc. & Techn. St.-Jérôme, Marseille, 545 p.

ABERLIN, J. P. (sous presse). — Les grandes unités phytosociologiques au Mali central, IIe partie : les milieux secs. *Feddes Repert.* 99.

BOUDET, G. & LEBRUN, J.-P., 1986. — *Catalogue des plantes vasculaires du Mali*. Etudes et synthèses n° 16 de l'I.E.M.V.T., Institut d'élevage et de Médecine vétérinaires des pays tropicaux, Maisons-Alfort, 480 p.

BOURREIL, P., 1969. — Morphologie et anatomie comparées des genres Aristida & Stipagrostis. Ecophylétisme du genre Stipagrostis. Phylogenèse et chronologie des Aristides (graminées). *Ann. Fac. Sc. Marseille* XLII : 323-382.

BOURREIL, P., 1970. — *Adaptation des techniques de coloration au violet cristal et à l'hématoxyline aux coupes de méristèmes radiculaires difficilement colorables de graminées africaines des genres Aristida et Stipagrostis*. Techniques fasc. 1, C.R.D.P., Marseille, p. 7-18.

BOURREIL, P. & GESLOT, A., 1971. — Contribution à l'étude caryologique de diverses graminées africaines des genres Aristida L. et Stipagrostis Nees. *Adansonia*, sér. 2, 11 (1) : 125-134.

BOURREIL, P., GESLOT, A. & GILLET, H., 1971. — Contribution à l'étude caryologique d'Aristida rhiniochloa (Graminée) d'après des spécimens d'Afrique boréale. *Adansonia*, sér. 2, 11 (4) : 685-690.

BOURREIL, P., GESLOT, A., GORLIER, M. & DE WINTER, B., 1972. — Contribution to the caryological study of the african grass Aristida rhinochloa Hochst., based on specimens from the southern Hemisphere. *Bothalia* 10 (4) : 555-564.

BOURREIL, P., RICHARD, M. L. & GHIGLIONE, C., 1974. — Aristida adscensionis L., A. rhinochloa Hochst. *In* : ASKELL LOVE, IOPB chromosome number Reports XLVI, *Taxon* 23 (516) : 801-812.

BOURREIL, P. & TROUIN, M., 1970. — Contribution à l'étude caryologique de quelques Aristides (graminées) d'Afrique boréale. Conséquences taxonomiques. *Naturalia Monspeliensia*, sér. Bot., 21 : 29-36.

BOUREIL, P., VIANO, J., NÈGRE, R. & LEMORDANT, D., 1987. — Contribution à l'étude morpho-anatomique et biométrique des caryopses de 6 espèces de graminées des genres Stipagrostis Nees et Aristida L., III. *Rev. Cyt. Biol. Vég.*, Le Botaniste, 10 : 97-146.

HENRARD, J. Th., 1926. — A critical revision of the genus Aristida. *Meded. Rijks-Herb.* 54, 220 p.

HENRARD, J. Th., 1927. — A critical revision of the genus Aristida. *Meded. Rijks-Herb.* 54A, 244 p.

HENRARD, J. Th., 1928. — A critical revision of the genus Aristida. *Meded. Rijks-Herb.* 54, 237 p.

HENRARD, J. Th., 1929. — A monograph of the genus Aristida. *Meded. Rijks-Herb.* 58, 115 p.

HENRARD, J. Th., 1932. — A monograph of the genus Aristida. *Meded. Rijks-Herb.* 58A, 169 p.

HENRARD, J. Th., 1933. — A critical revision of the genus Atistida. *Meded. Rijks-Herb.* 54C, 45 p.

HUTCHINSON, J. & DALZIEL, J. M., 1972. — *Flora of West Tropical Africa* (ed. 2 rév. par HEPPER, F. N.), Vol. III, part 2, London, 574 p.

KEAY, R. W. H. et al., 1959. — *Vegetation map of Africa* (notes explicatives traduites par AUBRÉVILLE). Oxford Univ. Press, 1 carte, 24 p.

PEYRE DE FABRÈGUES, B. & LEBRUN, J.-P., 1976. — *Catalogue des plantes vasculaires du Niger*. Etude Botanique, n° 3. Institut d'élevage et de Médecine vétérinaire des pays tropicaux, Maisons-Alfort, 443 p.

RATTRAY, J. M., 1960. — *Tapis graminéen d'Afrique*. Etudes agricoles de la FAO, n° 49, 170 p.

STEBBINS, G. L., 1957. — *Variation and evolution in plants*. Columbia University Press, New York, 643 p.

VIANO, J. & BOURREIL, P., 1987. — Aristida kerstingii Pilger. *In* : ASKELL LOVE, IOPB Chromosome Number Reports XCIV. *Taxon* 36 (1) : 282-285.

[illegible]

[illegible] Columbia University Press, New York [illegible]

[illegible]

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **10**, 1988,
section B, *Adansonia*, n° 4 : 435-436.

The identity of *Panicum tenellum* Lam. (*Gramineae*)

J. F. VELDKAMP & H. SCHOLZ

Summary : The name *Panicum tenellum* Lam. (*Gramineae*) must replace *P. lindleyanum* Steud.

Résumé : Le nom *Panicum tenellum* Lam. (*Gramineae*) doit remplacer *P. lindleyanum* Steud.

Jan Frederik Veldkamp, Rijksherbarium, POB 9514, 2300 RA Leiden, The Netherlands.
Hildewar Scholz, Botanisches Museum Berlin-Dahlem, Königin-Luise-Strasse 6-8, D-1000 Berlin 33.

During a routine study of S.E. Asian Paniceae VELDKAMP encountered the name *Panicum tenellum* Lam. (1791 ; 1798) described from Sierra Leone, Africa, but said to occur in Asia as well. Curiously enough this name was not accounted for in recent agrostological literature. The last citation of it apparently was by DURAND & SCHINZ (1894), who cited *P. imbelle* Spreng. as a synonym, another name that seems to have been 'lost' : in the editions of the Flora of West Tropical Africa (HUTCHINSON & DALZIEL, 1936 ; CLAYTON, 1972) and the one of Tropical Africa (STAPF, 1920) neither could be found.

The microfiche of LAMARCK's herbarium (IDC 6207-18, no. 694, 2nd from right, 3d from above) shows the type specimen, apparently a small *Panicum*. Its identity cannot be surmised from the microfiche, as there are several such species in the area.

From LAMARCK's descriptions (plant completely glabrous, small, 15-22.5 cm, branched, culms filiform, i.e. plant probably an annual, leaves flat, ca. 2.5 cm by 2-3 mm, panicle rather small, lax, spikelets very small, curved, i.e. probably gibbous, glumes obtuse) an identification with a rare form of *P. lindleyanum* Steud. with glabrous spikelets (but with globose warts on the fertile lemma) seemed likely.

SPRENGEL's *P. imbelle* is typified by a specimen in the WILLDENOW Herbarium in Berlin (sheet *18838*), which was originally distributed as *P. parviflorum* by LAMARCK, an unpublished name. Soon afterwards NEES synonymized it with *P. tenellum*, followed by DURAND & SCHINZ and MEZ, as is shown by the latter's identification on the sheet and by his manuscript for Das Pflanzenreich which is still preserved in Berlin. In this MEZ equated *P. tenellum* and *P. imbelle* with *P. drosocarpum* Stapf, which is a later synonym of *P. lindleyanum*. However, as sheet *18838* bears a different LAMARCK name, it probably was not part of the original material of *P. tenellum*.

An adjacent sheet in Berlin, *18839-1*, was then noticed to have been labeled '*Panicum tenellum*' by WILLDENOW.

SCHOLZ looked up these sheets and found that they indeed represent *P. lindleyanum* making that name at least a synonym of the older *P. imbelle*.

Mr. J. BOSSER (P) then checked the material in the LAMARCK herbarium. He also found a sheet with four specimens in the POIRET Herbarium, three of which were labeled '*Panicum tenellum* Lamk.' and clear matches of the one in the LAMARCK herbarium. From the diagnosis and sketch prepared by BOSSER it became clear that these also represent *P. lindleyanum*, an opinion confirmed by Dr. S. A. RENVOIZE (K).

The more important synonymy therefore is (for more synonyms see CLAYTON, 1972, 431) :

Panicum tenellum Lam.

Tabl. Encycl. 1 : 173 (1791); Encycl. Méth. 4 : 753 (1798); NEES, Agrost. Bras. : 225 (1829); DUR. & SCHINZ, Consp. Fl. Afr. 5 : 766 (1894). Type : *Smeathman in Hb. Lamarck* (holo-, P), *Hb. Poiret* (iso-, P), *Hb. Willdenow 18839-1* (iso-, B), Sierra Leone.

— *Panicum imbelle* SPRENG., Syst. Veg. 1 : 321 (1824). Type : *Hb. Willdenow 18838* (holo-, B), provenance unknown.

— *Panicum lindleyanum* NEES ex STEUD., SYN. 1 : 91 (1854). TYPE : *Hb. Lindley* (holo-, P, but not found; CGE), Sierra Leone.

— *Panicum drosocarpum* STAPF *in* MOROT, J. Bot. 19 : 104 (1905). Syntypes : *Pobéguin 541*, Guinea, Kouroussa (P); *Barter 1013*, Guinea, Marais de Nupé (K), *syn. nov.*

ACKNOWLEDGEMENTS : We want to thank Dr. W. D. CLAYTON and Dr. S. A. RENVOIZE (K), Mr. J. BOSSER and Dr. R. D. HOOGLAND (P) for their advice on the identity of *P. tenellum*.

LITERATURE

CLAYTON, W. D., 1972. — Gramineae. *In* : *Fl. W. Trop. Afr.*, ed. 2, 3 (2) : 426-434, London.

DURAND, T. & SCHINZ, H., 1894. — *Conspectus Florae Africae* 5 : 766, Bruxelles, etc.

HUTCHINSON, J. & DALZIEL, J. M., 1936. — Gramineae. *In* : *Fl. W. Trop. Afr.*, ed. 1 (2) : 553, London.

NEES AB ESENBECK, C. G., 1829. — *Agrostologia brasiliensis* : 225, Stuttgart, Tubingen.

STAPF, O., 1920. — Gramineae. *In* : *Fl. Trop. Afr.* 9 : 638-738, London.

Achevé d'imprimer le 24 mars 1989.

Le Bulletin du 3ᵉ trimestre de l'année 1988 a été diffusé le 27 janvier 1989.

IMPRIMERIE NATIONALE

8 564 004 5

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Fondé en 1895, le *Bulletin du Muséum d'Histoire Naturelle* est devenu à partir de 1907 : *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*. Des travaux originaux relatifs aux diverses disciplines scientifiques représentées au Muséum y sont publiés. Il s'agit essentiellement d'études de Systématique portant sur les collections conservées dans ses laboratoires, mais la revue est également ouverte, depuis 1970 surtout, à des travaux traitant de divers aspects de la Science : biologie, écologie, etc.

La *1re série* (années 1895 à 1928) comprend un tome par an (t. 1 à 34), divisé chacun en fascicules regroupant divers articles.

La *2e série* (années 1929 à 1970) a la même présentation : un tome (t. 1 à 42), six fascicules par an.

La *3e série* (années 1971 à 1978) est également bimestrielle. Le *Bulletin* est alors divisé en cinq Sections et les articles paraissent par fascicules séparés (sauf pour l'année 1978 où ils ont été regroupés par fascicules bimestriels). Durant ces années chaque fascicule est numéroté à la suite (n[os] 1 à 522), ainsi qu'à l'intérieur de chaque Section, soit : Zoologie n[os] 1 à 356 ; Sciences de la Terre, n[os] 1 à 70 ; Botanique, n[os] 1 à 35 ; Écologie générale, n[os] 1 à 42 ; Sciences physico-chimiques, n[os] 1 à 19.

La *4e série* débute avec l'année 1979. Le *Bulletin* est divisé en trois Sections : A : Zoologie, biologie et écologie animales ; B : Botanique (fusionnée en 1981 avec la revue *Adansonia*) ; C : Sciences de la Terre, paléontologie, géologie, minéralogie. La revue est trimestrielle ; les articles sont regroupés en quatre numéros par an pour chacune des Sections ; un tome annuel réunit les trois Sections.

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Collection à périodicité irrégulière, se subdivisant depuis 1950 en quatre séries spécialisées : A, Zoologie ; B, Botanique ; C, Sciences de la Terre ; D, Sciences physico-chimiques.

Dernières parutions dans la série B :

T. 28. Roquebert, M.-F. — Analyse des phénomènes pariétaux au cours de la conidiogenèse chez quelques champignons microscopiques. 1981, 79 p., 23 f. de pl. : 14 fig., 4 tabl.
T. 29. Keddam-Malplanche, M. — Le pollen et les stomates des Gardéniées (Rubiacées) du Gabon : Morphologie et tendances évolutives. 1985, 109 p., 45 fig., 16 pl., 18 tabl.
T. 30. Allorge, L. — Monographie des Apocynacées-Tabernaemontanoïdées américaines. 1985, 216 p., 76 pl.
T. 31. Poncy, O. — Le genre Inga (Légumineuses, Mimosoideae) en Guyane française. 1985, 153 p., 37 fig., 11 pl.

PUBLICATIONS DE L'ASSOCIATION DE BOTANIQUE TROPICALE (A.B.T.)

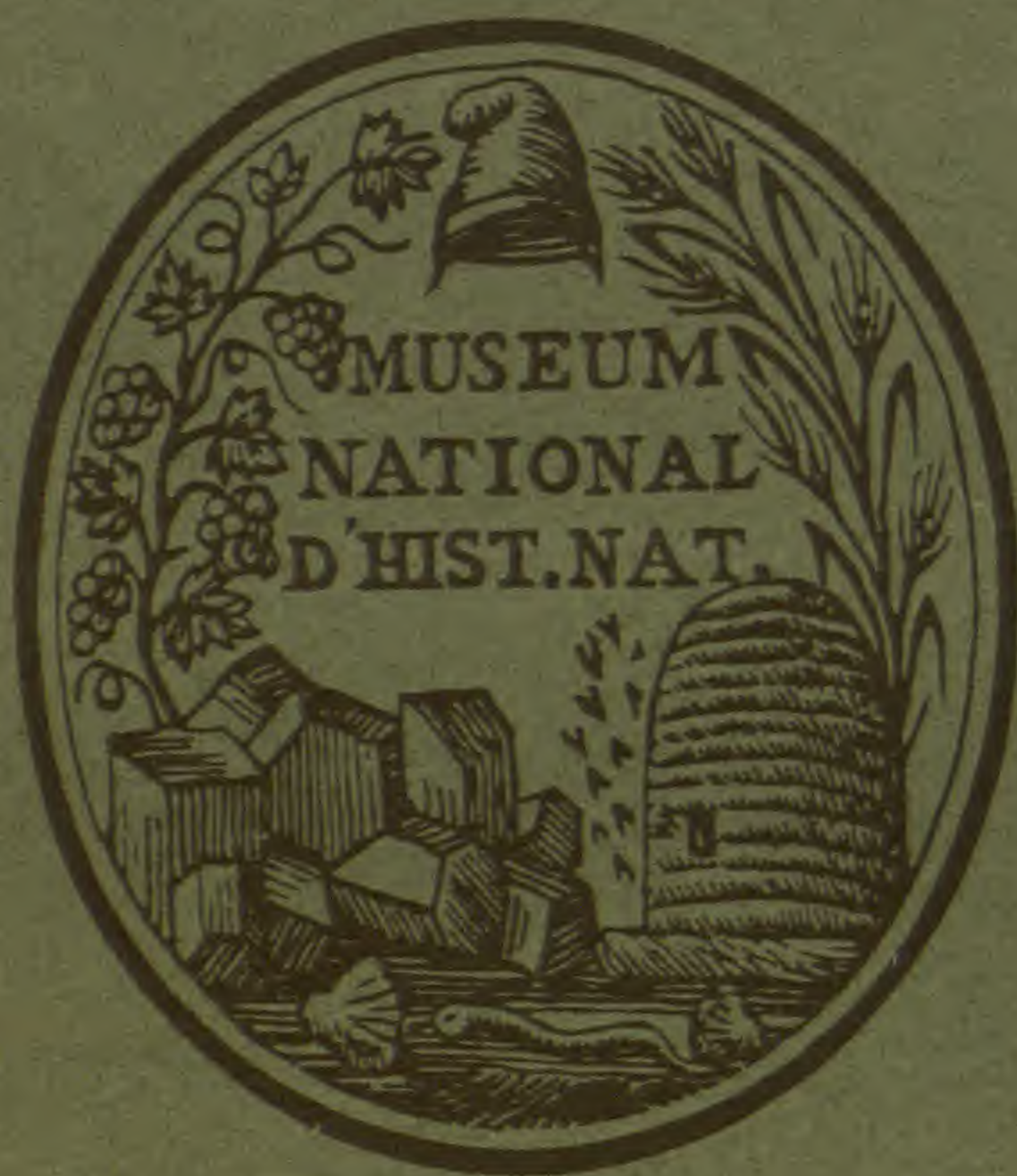
(Laboratoire de Phanérogamie du Muséum, 16, rue Buffon, 75005 Paris, tél. 43.36.47.25. CCP La Source 33.075.20 W).

- Flore de Madagascar et des Comores, 92 vol. parus.
- Flore du Gabon, 29 vol. parus.
- Flore du Cambodge, Laos et Việt-Nam, 23 vol. parus.
- Flore de Nouvelle-Calédonie et dépendances, 15 vol. parus.
- Flore du Cameroun, 29 vol. parus (les 20 premiers). Commercialisée par le Cameroun à partir du vol. 21. (S'adresser à Monsieur le Directeur de l'Herbier National, B.P. 1601, Yaoundé).

PUBLICATIONS DE L'ASSOCIATION DES AMIS DES CRYPTOGAMES (A.D.A.C.)

(Laboratoire de Cryptogamie du Muséum, 12, rue Buffon, 75005 Paris, tél. 43.31.35.21).

- Cryptogamie, Mycologie (CCP Paris 6.193.02 K)
- Cryptogamie, Bryologie et Lichénologie (CCP Paris 4.481.43 T)
- Cryptogamie, Algologie (CCP Paris 14.522.31 T)


MUSEUM
NATIONAL
D'HIST. NAT.